



TRAITÉ

DE

PHYSIOLOGIE HUMAINE

PAR

le Dr J. GAD
PROFESSEUR A L'UNIVERSITÉ DE BERLIN

et le Dr J.-F. HEYMANS
PROFESSEUR A L'UNIVERSITÉ DE GAND

Traduit de l'allemand par les Auteurs

et le Dr E. MASOIN
PROFESSEUR A L'UNIVERSITÉ DE LOUVAIN

LOUVAIN
A. UYSTPRUYST-DIEUDONNÉ
ÉDITEUR
11, rue de Namur, 11.

PARIS
OCTAVE DOIN
ÉDITEUR
Place de l'Odéon.

1895

Louvain. — Impr. A. Uystpruyst-Dieudonné, rue de Namur 11.

AVANT-PROPOS

La physiologie humaine constitue pour l'étude de la médecine une base d'autant plus solide qu'elle s'efforce davantage de faire connaître l'organisme humain, non seulement comme un corps dont les manières d'être sont soumises dans diverses conditions à des règles fixes, mais aussi comme un corps où l'on peut reconnaître, quoique ce soit le plus souvent inconnu, le lien causal qui existe entre la manière d'être et les conditions. L'attention de l'étudiant en médecine doit se concentrer moins sur la question de savoir ce que les phénomènes observés à l'état sain ou pathologique permettent de conclure quant aux conditions externes où l'homme se trouve ou s'est trouvé; elle doit plutôt chercher à déterminer quels processus internes correspondent aux phénomènes externes actuels ; car la connaissance de ces processus permet de prévoir les phénomènes futurs, et même de savoir s'il est possible de prévenir l'établissement de ces phénomènes et de quelle manière.

La poursuite des connaissances théoriques, comme aussi la satisfaction d'un besoin pratique dans chaque cas particulier, exigent, pour que les yeux de l'esprit pénètrent à travers les surfaces accessibles à nos sens externes, un travail intellectuel qui ne peut se faire qu'à l'aide de représentations variées et précises. *L'introduction à la physiologie doit donc, avant tout, reconnaître pour but principal de former ces représentations.* Quelque soin qu'on mette à faire une énumération complète de toutes les données éparses, considérées comme « des faits positifs », c'est un travail vain aussi longtemps que les concepts sur les propriétés et les processus auxquels se rapportent ces données, ne sont pas nettement précisés. Aussi fera-t-on œuvre sage en gardant une juste mesure dans l'énumération des données de faits et en choisissant de préférence les données qui se démontrent d'une manière certaine par des méthodes simples et qui permettent de mettre en évidence les principes fondamentaux de la physiologie. La nature même des choses indique assez que ce choix de matériaux ne peut se faire uniquement parmi les données recueillies directement chez l'homme lui-même ; il faut nécessairement recourir aussi à l'observation et à l'expérience instituées sur les animaux.

Les considérations qui précèdent nous ont guidé dans la rédaction de ce Traité.

J. Gad.

Plan du Livre

INTRODUCTION.

La physiologie est la science *physique* de la vie. A l'aide des méthodes scientifiques elle étudie un ordre spécial de phénomènes dont on a déduit le concept de la vie. Ces phénomènes appartiennent en propre à un groupe déterminé de corps que l'on appelle *organismes*. La physiologie a pour premier objet d'observer et de décrire avec méthode les phénomènes de la nature organique ou de la vie. Mais elle ne peut pas s'arrêter là : elle doit ensuite élaborer une représentation *mécanique*, scientifiquement fondée, pour ces processus, dont l'expression sensible constitue les phénomènes observés et décrits. La physiologie a résolu cette seconde donnée, quand elle est parvenue à se représenter ces processus comme autant d'articles dans l'enchaînement causal du grand processus de la nature qui évolue d'après la loi mécanique. D'autres considérations, qui sont éveillées encore par l'observation des phénomènes vitaux, appartiennent en propre au domaine de la *métaphysique*. Mais le physiologiste ne peut pas se soustraire au devoir de tracer la ligne de démarcation entre la physique et la métaphysique. Car les modifications des états de conscience, qui ne peuvent être comprises comme des articles nécessaires dans l'enchaînement causal du processus de la nature, font partie des phénomènes présentés par le *moi* personnel, qui constitue pour chacun le point culminant dans la vie. En utilisant les méthodes scientifiques, le physiologiste peut et doit lui-même déterminer ce qu'il y a de constant dans la relation très réelle qui existe entre certaines modifications de l'état de conscience et certaines modifications de l'état du corps; mais il laissera aux métaphysiciens la tâche d'élucider le fond de cette relation par la spéculation pure.

La propriété commune la plus frappante, par laquelle les phénomènes vitaux se distinguent de la plupart des autres processus qui se présentent à notre observation, c'est la disproportion qui existe entre l'action et la réaction,

ces deux termes étant régis par les mesures acceptées en mécanique. Or, nous voyons avec la plus constante expérience, certains corps modifier leur forme et leur position dans l'espace, et cela en surmontant des forces de résistance extérieure ; nous les voyons exécuter vis-à-vis d'autres corps une quantité considérable de travail, sans que nous puissions, constater une cause mécanique pour le développement de leur activité ; de tels corps nous paraissent vivants, et la spontanéité (apparente) du développement de forces devient à nos yeux une propriété essentielle des organismes.

Une autre propriété, qui est moins saillante, mais qui est de loin beaucoup plus importante pour caractériser les organismes, c'est la forme particulière de l'emmagasinement de la force. Si la disproportion, existant entre l'équivalent mécanique des processus déterminants et celui des processus déterminés, constituait le criterium unique, on devrait attribuer la propriété de vie à un grand nombre de combinaisons mécaniques, et appeler substance vivante plusieurs substances chimiques, Pour autant qu'une matière explosible détonne sous l'influence d'une cause minime, on peut considérer la constitution chimique de sa molécule comme un exemple d'après lequel on se représenterait le groupement des atomes à l'intérieur d'une molécule de substance vivante, s'il s'agissait seulement de la force. Mais le potentiel chimique de la matière explosible est épuisé après la détonation, tandis que l'organisme, fatigué par la production de travail, se reconstitue par le repos. Il appartient donc en propre aux organismes de récupérer, d'une manière en apparence spontanée, la quantité de potentiel interne consommé par le développement de forces, de s'incorporer de la matière non vivante, d'identifier celle-ci à la substance vivante de leur propre corps et de se mettre ainsi en état de produire toujours, à nouveau et spontanément, de la force, comme aussi de s'accroître et d'engendrer de nouveaux corps identiques à eux-mêmes.

Les phénomènes essentiels, qui nous font appeler *organismes* certains corps de la nature, ou, ce qui revient au même, les principaux phénomènes vitaux des organismes, sont donc le *développement* (en apparence) *spontané de forces*, la *fatigue* et la *restitution*, la *nutrition* et l'*assimilation*, la *croissance* et la *reproduction*.

A ces phénomènes vitaux que nous pouvons observer chez tous les organismes, en dehors de nous comme sur nous-mêmes, vient se joindre, au moins dans certains organismes, un groupe de phénomènes, qui ne sont accessibles qu'à l'observation interne immédiate et qui constituent le contenu de la conscience.

Outre les phénomènes vitaux en eux-mêmes, il faut encore signaler, comme particulier aux organismes, la délimitation de ces phénomènes dans le temps; il y a perte de la propriété de présenter des phénomènes vitaux qui constitue la mort; tout organisme meurt nécessairement ou subit la mort naturelle, après avoir parcouru un cycle de transformations propre à son espèce, si déjà il n'est devenu la proie d'une destruction accidentelle.

Généralement chaque organisme se présente à nous comme un corps bien délimité, dont les parties ne conservent leurs propriétés essentielles, que si elles sont réunies avec le tout et dont le tout ne persiste, comme organisme, que lorsqu'il existe une juxtaposition déterminée des parties. C'est la raison pour laquelle on nomme chaque organisme *individu*, et c'est également la base empirique de la définition métaphysique faite par Kant : « Dans l'organisme les parties sont pour le tout, et le tout est pour les parties ».

La forme individuelle la plus simple, sous laquelle les organismes se présentent, est la cellule. Les parties constituantes principales d'une cellule sont le corps cellulaire et le noyau. Chez beaucoup, mais non chez toutes les cellules, la partie périphérique du corps cellulaire est épaissie en une couche plus dense, qu'on nomme la membrane cellulaire. On distingue dans beaucoup de noyaux un ou plusieurs corpuscules, nommés nucléoles. La substance du corps et du noyau cellulaires est formée par un mélange de la substance vivante proprement dite, nommée protoplasme, et du liquide cellulaire, composé d'eau et de substances non vivantes qui y sont dissoutes ou suspendues.

Une partie du protoplasme forme à l'intérieur du corps cellulaire, ainsi que dans le noyau, une charpente spongieuse, appelée spongioplasme, dans les mailles duquel se trouve, avec le liquide cellulaire, un protoplasme plus facilement déplaçable dans toutes les directions de l'espace, appelé le hyaloplasme. Dans beaucoup de cellules vivantes le liquide cellulaire se réunit sous forme de gouttes, qu'on nomme vacuoles.

On doit distinguer différentes substances protoplasmatiques, non seulement au point de vue morphologique, mais aussi au point de vue chimique; c'est indiqué par le fait que les substances chimiques dérivant de la décomposition du noyau cellulaire sont autres que celles formées par la décomposition du corps cellulaire; puis encore par cet autre fait, que des parties de la cellule de l'organisme unicellulaire, obtenues par une division artificielle et ne renfermant pas de noyau, peuvent, il est vrai, continuer à végéter, mais non se multiplier. Ensuite il y a surtout lieu de prendre en considération les plus fins détails de structure, qu'on a étudiés plus exactement dans ces derniers temps sur le

spongioplasme du noyau cellulaire (caryomitome). Les travées fibrillaires de cette charpente se composent de petits corpuscules disposés à la file (microsomes), dont la substance a été nommée chromatine à cause de sa grande colorabilité. Le cytomitome (spongioplasme du corps cellulaire) est achromatique, se compose de fibrilles plus petites et possède avec un endroit déterminé du cytohyaloplasme une relation spéciale; cet endroit, où l'on trouve déjà chez quelques cellules une substance spéciale sous forme d'une petite granulation, constitue le centrosome; il exerce dans les processus vitaux importants de la cellule son influence sur la configuration du cytomitome et probablement aussi, par l'intermédiaire de ce dernier, sur le caryomitome. La complication de la structure des cellules s'accroît à mesure que les différenciations spéciales les rendent propres à se charger de fonctions spéciales.

Toutes les formes protoplasmiques, c'est-à-dire toutes les substances qui sont à même de produire les phénomènes essentiels de la vie, doivent posséder dans leur structure moléculaire certaines propriétés communes. L'arrangement du groupement atomique dans la molécule doit être tel que des atomes électropositifs et des atomes électronégatifs non saturés se trouvent rapprochés les uns des autres presque jusqu'à la limite de leur sphère d'activité. L'équilibre des forces qui existent dans une molécule de cette structure serait instable. L'instabilité d'un système de forces peut dériver de ce que l'intensité d'un groupe de forces reste à peu près la même ou diminue fortement, sous l'influence d'une modification de l'arrangement topographique intérieur des centres de force, tandis que l'intensité de l'autre groupe de forces augmente considérablement. Le premier groupe peut être appelé le groupe d'inhibition, le second le groupe d'action du système de forces instables. Citons comme explication le simple exemple qui suit :

Deux pendules, chargés d'électricité de signe contraire, sont suspendus à une distance l'un de l'autre telle que l'attraction, exercée respectivement l'un sur l'autre par les deux pendules, est justement tenue en équilibre par leur pesanteur. Un petit choc suffira pour que les pendules se rapprochent et exécutent ainsi du travail. La force qui est active dans la production du travail est l'attraction électrique; les forces inhibitives sont la pesanteur et le frottement des axes des pendules. Au lieu de deux pendules, on peut maintenant se représenter deux complexus atomiques qui sont voisins dans une molécule.

Cette propriété du protoplasme, due à la structure instable de sa molécule et qui consiste à répondre à de petites influences par la production d'une

quantité relativement considérable de travail, est appelée son excitabilité. L'excitation survient lorsque le mouvement oscillatoire des atomes, qui préexiste toujours dans la molécule, est devenu assez intense pour que les atomes positifs et négatifs franchissent les limites respectives de leur sphère d'activité.

La production de travail, qui accompagne l'excitation, est fournie par du potentiel chimique qui est accumulé dans la molécule, et cela sous forme de valences non saturées de carbone et d'hydrogène d'une part, d'oxygène d'autre part. On s'imagine que les complexus atomiques qui entrent en activité occupent des chaînons latéraux par rapport à la molécule dont le noyau n'est pas atteint par le processus d'excitation; de sorte que celui-ci peut, en résorbant des substances dans le milieu ambiant, reformer les complexus atomiques altérés. La restitution, qui survient après la fatigue résultant de la production du travail par l'excitation, consisterait dans cette espèce d'assimilation.

Mais l'assimilation ne sert pas seulement à la restitution. En effet, si l'influence des processus chimiques qui s'accomplissent dans les substances protoplasmatiques, devient plus apparente lors de la production de travail ou de la fonction, il n'en existe pas moins, pendant le repos apparent, et sans qu'une production de travail sensible ait précédé, des transformations chimiques, qui s'opèrent d'une manière continue dans les substances vivantes. En ce dernier cas, l'assimilation ne sert pas seulement à compléter les complexus atomiques des molécules actives, mais également à augmenter le nombre de ces derniers et à emmagasiner des substances pouvant servir pour des restitutions ultérieures. C'est en cela que consiste la nutrition des cellules et des substances protoplasmatiques, nutrition qui sert d'abord à la croissance d'éléments préexistants et ensuite à la production de nouveaux éléments (formation).

Toute cellule nouvelle procède par division d'une cellule préexistante. Il paraît exister différents modes de division cellulaire; le plus parfait est celui qui débute par une disposition régulière du caryomitome et du cytomitome vis-à-vis l'un de l'autre, ainsi que vis-à-vis du centrosome, et chez qui la division s'étend visiblement jusque sur tous les microsomes du caryomitome, probablement même sur toutes les parties constituantes, figurées ou non figurées, de la cellule. On oppose cette division cellulaire *mitotique* à la division *amitotique* dans laquelle la division se porte en gros d'abord sur le noyau et ensuite sur la cellule et dont les produits sont assurément viables, mais seulement dans une certaine mesure, si même ils sont jamais en état de se reproduire. Une supériorité de la division cellulaire mitotique sur l'amito-

tique indiquerait que la règle : *nulla cellula nisi ex cellulâ* » devrait s'étendre également à diverses parties constituantes de la cellule. Les substances protoplasmatiques essentielles ne peuvent probablement plus se former à l'aide de matières inorganisées, sans le concours de protoplasme de même espèce que celui qui devrait être formé. Peut-être n'apparaît-il aucune molécule de substance vivante, si ce n'est par division d'une molécule de même nature. Ce qui ferait supposer que ces molécules possèdent une structure symétrique et qu'elles possèdent la propriété de reconstituer, à l'aide de matières inorganisées, les moitiés perdues lors de la division.

La forme mitotique de la division cellulaire est de loin la plus fréquente, et les figures caractéristiques du caryomitome chromatique permettent de juger l'activité avec laquelle la formation cellulaire s'opère dans certains endroits de l'organisme. Si à ces endroits une augmentation ultérieure du nombre des éléments cellulaires est inadmissible, alors la fréquence des figures de division cellulaire qu'on y trouve, peut servir de mesure pour la durée de la vie de chacun des éléments.

Il existe des organismes unicellulaires, et pour eux le concept de l'individu se confond avec celui de la cellule. Chez les organismes multicellulaires chacune des cellules mène encore, il est vrai, la vie individuelle d'un organisme élémentaire, mais elle subit dans son activité l'influence des modifications survenant dans les cellules voisines, et, une fois séparée de ces dernières, elle n'est pas à même de continuer à mener une vie indépendante. Elle est un organisme élémentaire individuel, c'est-à-dire qui ne peut survivre à une division artificielle, mais non un organisme élémentaire indépendant. Toutes les cellules d'un organisme multicellulaire indépendant et indivisible comme organisme dérivent d'une cellule ovulaire fécondée ; cette dernière se forme dans l'organisme femelle et est imprégnée lors de la fécondation par les parties constituantes essentielles d'une cellule spermatique, provenant d'un organisme mâle de la même espèce. La prolifération de l'ovule fécondé présente des processus de division cellulaire encore plus compliqués et encore plus parfaits que la division mitotique asexuelle; cette dernière succède à la prolifération ovulaire et mène à la formation des tissus et des organes du nouvel organisme. Le développement des différents tissus du corps est dû à une différenciation avancée que subissent les éléments cellulaires en vue de la division du travail. Dans certains de ces tissus la nature cellulaire reste nettement conservée, telles les cellules glandulaires et les cellules nerveuses. Pour d'autres elle est voilée partiellement, comme dans les fibres nerveuses et les

fibres musculaires. En outre, dans la même catégorie de tissus, il existe encore des différences qui trouvent leur expression dans les différences de la fonction. Ainsi les fibres musculaires du cœur par exemple se rapprochent beaucoup plus de la nature cellulaire que les fibres des muscles du corps.

Chaque tissu perd en indépendance à mesure que sa différenciation progresse en vue de fonctions spéciales et exige d'autant plus d'être pénétré par d'autres tissus. Ainsi naissent les organes dont chacun renferme d'une manière prépondérante un tissu déterminé, qui lui confère sa fonction spécifique, mais dont la forme caractéristique est due aux tissus de différente nature qui le pénètrent et dont la présence est nécessaire au tissu spécifique, celui-ci devant être en communication d'échanges avec les autres tissus.

Les considérations physiologiques, se formulent le mieux en prenant comme objet tantôt les tissus, tantôt les organes. Or les phénomènes les plus marqués de l'organisme humain consistent dans ses relations avec le monde extérieur, et parmi celles-ci la première place est occupée par les fonctions musculaires. Nous commençons donc notre exposé par la physiologie du tissu musculaire, à laquelle se lient naturellement les considérations sur les parties mises directement en mouvement par le muscle et qui constituent le mécanisme du squelette ou la physiologie des mouvements du corps. Vient ensuite la physiologie du tissu nerveux, qui sert d'intermédiaire entre l'action venant de l'extérieur et la réaction vers l'extérieur, et qui entretient en outre, à l'intérieur de l'organisme, l'harmonie des éléments en fonction. A la physiologie nerveuse se rattache la physiologie des sens qui recueillent les impressions extérieures et la physiologie de la voix et du langage, qui possède des rapports plus intimes avec l'acoustique physiologique.

Les tissus et les organes, qui entretiennent des relations avec le monde extérieur, exécutent du travail. Les dispositions et les processus qui sont nécessaires pour entretenir le travail vital des éléments en fonction, sont qualifiés du nom de fonctions *végétatives*. A leur centre se trouvent le sang et la lymphe, qui entretiennent l'échange nutritif entre les tissus, les organes et les surfaces du corps. Cet échange nutritif est dû, d'une part, aux propriétés du sang et de la lymphe, d'autre part aux mouvements de ces derniers à travers le corps, c'est-à-dire à la circulation. Les organes en fonction empruntent aux liquides en circulation certaines substances et leur cèdent les reliquats de leur activité. La propriété d'entretenir la production de travail est redonnée au sang dans les poumons par la respiration, dans les glandes par un échange de mélanges (métacrasie) et à la surface intestinale par la résorption. Une condi-

tion préliminaire pour cette résorption est l'introduction et la digestion des aliments. L'ensemble des processus végétatifs s'exécute d'une manière régulière, lorsqu'il existe entre la recette (ou formation) et la dépense de substances, de chaleur et de travail, un bilan déterminé.

Après avoir esquissé brièvement notre plan, nous exposerons dans les pages suivantes les choses essentielles de la physiologie de l'homme.

PREMIÈRE PARTIE.

Physiologie des fonctions animales.

CHAPITRE PREMIER.

TISSU MUSCULAIRE.

C'est le tissu musculaire, qui confère à l'organisme la propriété d'exécuter du travail mécanique. Tantôt ce travail est extérieur et consiste en mouvements du corps, qui peuvent être en lutte avec la pesanteur ou d'autres forces de résistance ; tantôt il est intérieur et se rapporte au ménage intérieur (pour ainsi dire) de l'organisme lui-même. Le travail extérieur est fourni exclusivement par cette espèce de tissu musculaire, qu'on a dénommé, à cause de ses caractères microscopiques, tissu musculaire *strié*, tandis qu'au tissu musculaire appelé *lisse* incombe surtout le travail intérieur.

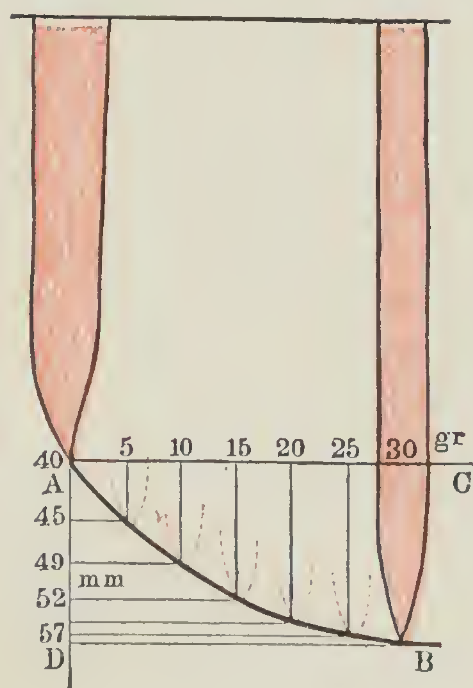
Le tissu musculaire strié, qui constitue la viande de boucherie, forme la masse principale du corps. Si l'on décompose artificiellement le corps, on voit les muscles se présenter comme des unités anatomiques. Leur partie charnue, le ventre du muscle, se compose surtout de la substance musculaire striée, dont l'élément histologique est une fibre ; la longueur de celle-ci peut atteindre plusieurs centimètres, au maximum douze centimètres, tandis que son diamètre est de plusieurs μ, au maximum soixante. Un nombre considérable de ces fibres sont placées dans le muscle parallèlement les unes aux autres. Généralement elles ne s'étendent pas d'un bout à l'autre, mais leurs extrémités effilées sont juxtaposées. Elles sont reliées entre elles par du tissu conjonctif, dans lequel s'étendent encore les nerfs et les vaisseaux. Ce tissu conjonctif se réunit aux extrémités du muscle en de solides cordons fibrillaires, les tendons terminaux,

dont chacun est fortement soudé avec un os, ce qui permet à la substance musculaire de mouvoir les uns sur les autres les os articulés entre eux.

Les propriétés de la substance musculaire, constatables à première vue, se laissent le mieux étudier sur des muscles, qui, anatomiquement, sont les plus simples, tels que le couturier de la grenouille.

Ce muscle constitue une petite lanière très flexible, qui oppose très peu de résistance à la pression du doigt, et doit être considéré comme formé de substance molle. Si l'on essaie d'étirer cette lanière, elle n'oppose au début que peu de résistance ; dès que cette force cesse d'agir, le muscle reconquiert à peu près entièrement sa longueur primitive. Ce fait se formule physiquement en disant que le muscle possède une petite mais parfaite élasticité.

Le degré de l'*élasticité* se mesure par les coefficients dits d'élasticité, c'est-à-dire par le poids nécessaire pour que le corps en question s'allonge d'une fraction déterminée de sa longueur primitive. Un faisceau musculaire de grenouille, possédant une surface de section transversale de 1 millimètre carré, s'allonge, sous l'influence d'une force de près de 3 grammes, de la centième partie de sa longueur, tandis qu'un fil d'acier de même diamètre exige, pour être étiré de la même fraction de sa longueur, un poids de 170,000 grammes. On peut donc dire aussi que le muscle possède à un haut degré l'extensibilité. Le premier poids, suspendu au muscle, l'étire le plus ; chaque addition d'un même poids détermine un allongement de plus en plus petit ; c'est ce que représente très bien la courbe de l'allongement ou d'extensibilité musculaire indiquée dans la figure 1 par la ligne AB. Dans ce schéma on admet que le muscle, sous une charge 0, possède une longueur de 40 millimètres ; en le soumettant à des charges croissantes et en le supposant déplacé latéralement, on le voit s'allonger de la manière y indiquée. Si on passe de la charge de 0 à celle de 5 grammes, la longueur augmente de 5 millimètres. Sous une charge qui atteint 10 grammes, le nouvel allongement n'est plus que de 4 millimètres et ainsi de suite jusqu'à ce qu'enfin, sous une charge qui passe de 25 à 30 grammes, l'accroissement de l'allongement atteint seulement 1 millimètre. La courbe d'extensibilité AB montre



1.

Courbe de l'allongement du muscle.

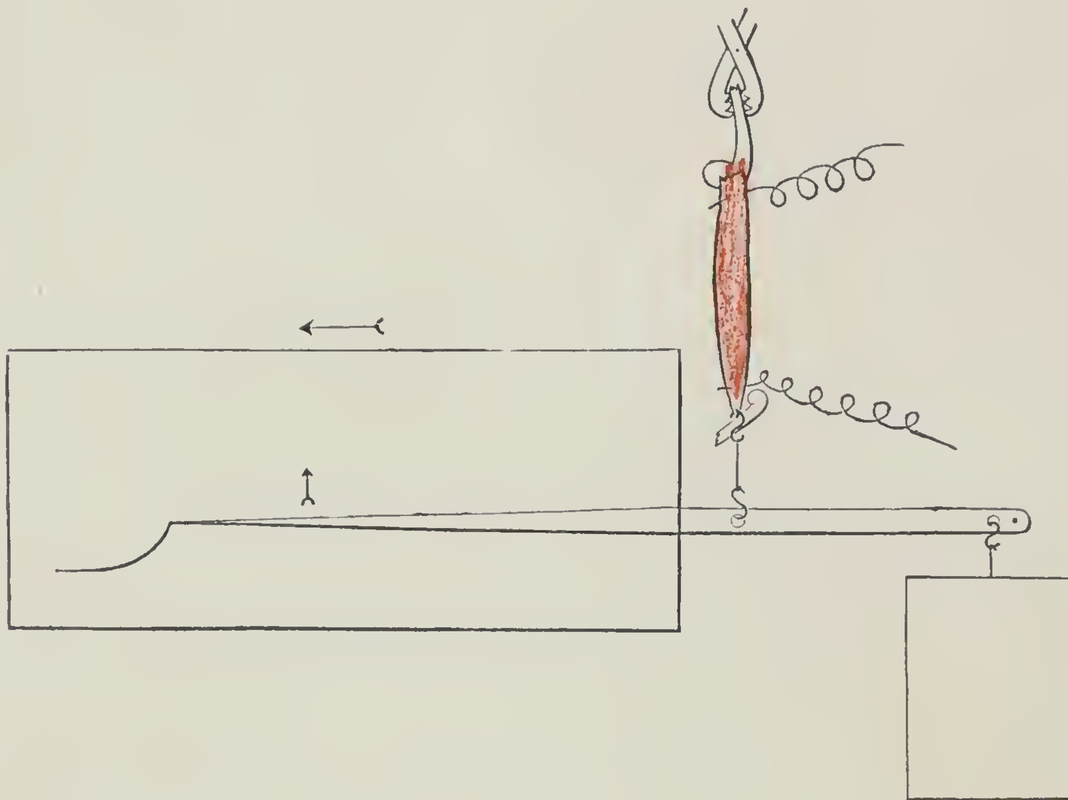
ainsi comment l'accroissement de l'allongement du muscle diminue à mesure que la charge augmente. L'abscisse AC d'un point de la courbe d'extensibilité AB s'accroît proportionnellement à la charge, et l'ordonnée AD, proportionnellement à la longueur. La courbe d'extensibilité des corps, qui possèdent des propriétés élastiques analogues à celles du muscle, est concave par rapport à l'axe des l'abscisse.

Le muscle possède les propriétés que nous venons de lui décrire lorsqu'il est dans cet état qu'on appelle celui du repos. En effet, nous sentons que les muscles de notre propre corps, par exemple le ventre du biceps brachial, lorsque le bras est à l'état de repos, sont mous et flexibles sous la pression du doigt. Mais si nous soulevons un poids, alors le ventre de ce même muscle brachial devient dur, il se gonfle et se raccourcit. Le muscle, lors de son passage de l'état de repos à celui de l'excitation, devient plus court et plus épais, tandis que son volume reste à peu près complètement le même. Si le bras étendu rencontre une résistance suffisante pour l'empêcher de se fléchir, alors nous remarquons que sa forme change à peine, pendant que nous nous efforçons de le plier; à la place du changement de forme, nous éprouvons aussitôt la sensation de la tension.

Si nous voulons apprendre à connaître de plus près les différences mécaniques entre l'état de repos et celui d'excitation, nous devons encore recourir aux muscles les moins compliqués, tels que ceux de la grenouille. En disséquant ces derniers nous ne pouvons pas isoler le nerf du muscle, mais nous obtenons ce résultat en employant un poison qui ne s'attaque pas à la substance musculaire et qui tue la fibre nerveuse à l'endroit où elle se termine dans la fibre musculaire : nous possédons une telle substance dans le curare, dont certains indigènes de l'Amérique du Sud se servent pour empoissonner leurs flèches. Si nous avons paralysé une grenouille à l'aide de ce produit toxique, nous pouvons considérer les phénomènes présentés par les muscles comme l'expression des propriétés que possède la substance musculaire elle-même.

Nous possédons de nombreux moyens pour faire passer le muscle curarisé de l'état de repos à celui d'activité. Modifier ainsi l'état du muscle par une action directe sur sa substance c'est l'*exciter*. D'une manière générale on appelle excitant musculaire toute intervention qui altère une région limitée du trajet de la fibre musculaire, tels sont la pression, le choc, la cautérisation par les agents chimiques ou par la chaleur. Naturellement ces moyens se prêtent peu à l'étude de l'état d'excitation. Au contraire, un courant électrique de courte durée tel que le choc d'induction qui frappe le muscle, lui fait éprouver une

excitation très passagère, sans l'endommager : il est possible et intéressant de poursuivre l'évolution des modifications de l'état mécanique que subit le muscle dans cette occurence. Dans l'usage réel du muscle il s'agit, pour chaque cas particulier, d'une combinaison de modification de longueur avec celle de tension. Plus les forces de résistance sont grandes, plus la modification de longueur est petite, tandis que la tension peut atteindre dans ce cas des valeurs considérables et vice-versà. Expérimentalement il est possible de séparer ces deux fonctions et provisoirement il n'est pas sans utilité de les étudier séparément. Nous possédons des moyens techniques relativement simples, qui nous permettent d'éliminer à un haut degré les modifications de tension, tout en enregistrant en même temps l'évolution des modifications de longueur du

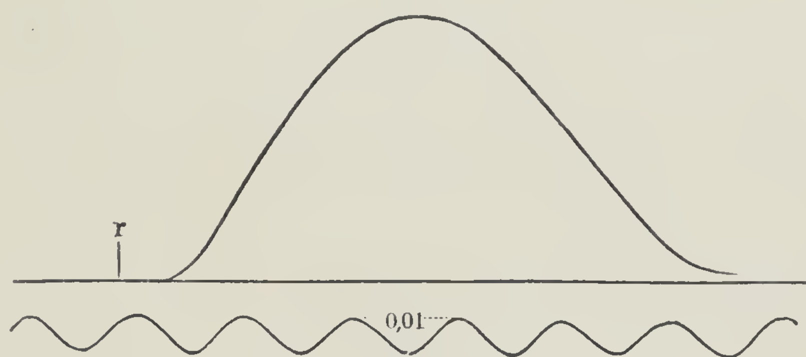


2.

Myographie isotonique.

muscle : la figure 2 nous les représente d'une manière schématique. Le muscle, suspendu à un support bien fixe, est attaché par son extrémité inférieure à un levier d'un seul bras, qui porte un poids tout près de son point de rotation ; ce poids peut être grand, sans que, pour cela, l'inertie de sa masse complique les conditions de l'expérience ; il subit, en effet, seulement des déplacements très petits. Au delà du point d'attache du muscle ce levier se prolonge d'une manière assez considérable et son extrémité porte une pointe écrivante, qui

enregistre sur une surface noircie se mouvant rapidement, les modifications de longueur du muscle, et cela en amplifiant leur étendue. L'ensemble de ce levier inscripteur et de cette surface enregistrante s'appelle *myographion*. On voit ainsi que, dans une courbe myographique telle que la figure 3 la représente, la longueur de l'abscisse est proportionnelle au temps écoulé ; celui-ci se mesure en inscrivant en dessous de la courbe myographique les mouvemenst d'un diapasont dont la vitesse de vibration est connue. Nous distinguons dans une courbe myographique, qui correspond à la contraction musculaire déterminée par une seule application d'un excitant *(secousse)*, d'abord la branche ascendante ou la période de l'énergie croissante, et ensuite la branche descendante ou la période d'énergie décroissante ; pour une température moyenne

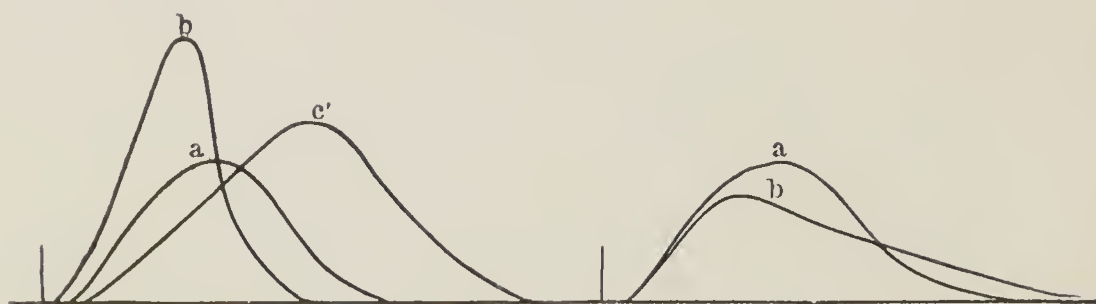


3.
Myogramme isotonique (à 19° C).

et avec un muscle frais, la courbe presque tout entière est symétrique par rapport à son sommet. La première et la dernière partie de la courbe diffèrent le plus. En effet au début elle s'élève au-dessus de la ligne d'abscisse, en décrivant un petit arc convexe du côté de l'abscisse, mais bientôt elle devient branche ascendante presque droite ; la branche descendante de l'energie décroissante finit par se rapprocher de la ligne d'abscisse en asymptote. Dans les conditions indiquées ci-dessus, la durée totale de la contraction est d'environ un $^1/_{10}$ de seconde. (La vibration simple ou la moitié de la ligne pointillée de la fig. 3 équivaut à 0,01″).

La durée de la contraction, la hauteur comme la forme de la courbe dépendent, à un haut degré, de la *température* et de la *fatigue* du muscle. Généralement la durée de la contraction augmente à mesure que la température s'abaisse et diminue à mesure que la température s'élève ; la hauteur de la courbe, qui mesure le degré de raccourcissement musculaire se trouve être la plus grande aux environs de 30° C. Cette hauteur diminue depuis 30° jusqu'à 19° C pour augmenter de nouveau depuis 19° jusqu'aux environs de 0° C, sans toutefois

atteindre à nouveau la hauteur primitive. Le degré de raccourcissement musculaire diminue sous l'influence de la fatigue ; la durée de la secousse augmente et cela, par suite de l'allongement de la période de l'énergie décroissante.



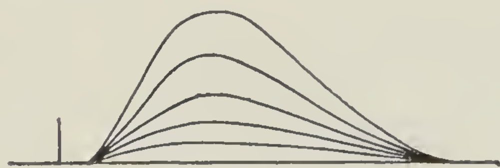
4.

Secousse maximale du même muscle à 19° a, à 30° b, à 5° c.

Secousse maximale du même muscle frais a, modérément fatigué b.

C'est donc l'inverse de ce qui existe pour la courbe du muscle refroidi où l'augmentation de la durée est due surtout à la période de l'énergie croissante.

Le degré du raccourcissement musculaire varie à un haut degré d'après l'intensité du choc d'induction qui a servi pour l'excitation : si on augmente peu à peu l'intensité de ce courant d'abord très faible, on peut déterminer un point où, sous l'influence de cet excitant, le muscle commence juste à réagir d'une manière visible. Ce point s'appelle le *seuil de l'excitation* et l'excitant qui possède une intensité correspondant à cette limite inférieure est l'excitant *minimal ;* un excitant possédant une intensité encore inférieure devient excitant *sous-minimal*. Au-dessus de cette limite inférieure se trouve tout un intervalle d'intensités où un excitant d'intensité de plus en plus grande détermine un degré de raccourcissement de plus en plus grand, jusqu'à ce qu'enfin on atteigne une limite supérieure d'intensité, au-delà de laquelle le degré de raccourcissement n'augmente plus : cette intensité s'appelle *maximale* et un excitant qui possède une intensité plus grande, mais ne provoque nullement un plus grand effet, s'appelle *hypermaximal*. Si on augmente le degré de raccourcisement musculaire en augmentant l'intensité de l'excitant, on remarque que, dans tout l'intervalle, s'étendant depuis le seuil de l'excitant jusqu'à l'excitant maximal et au-delà, la durée de la secousse reste la même, *cæteris paribus*.

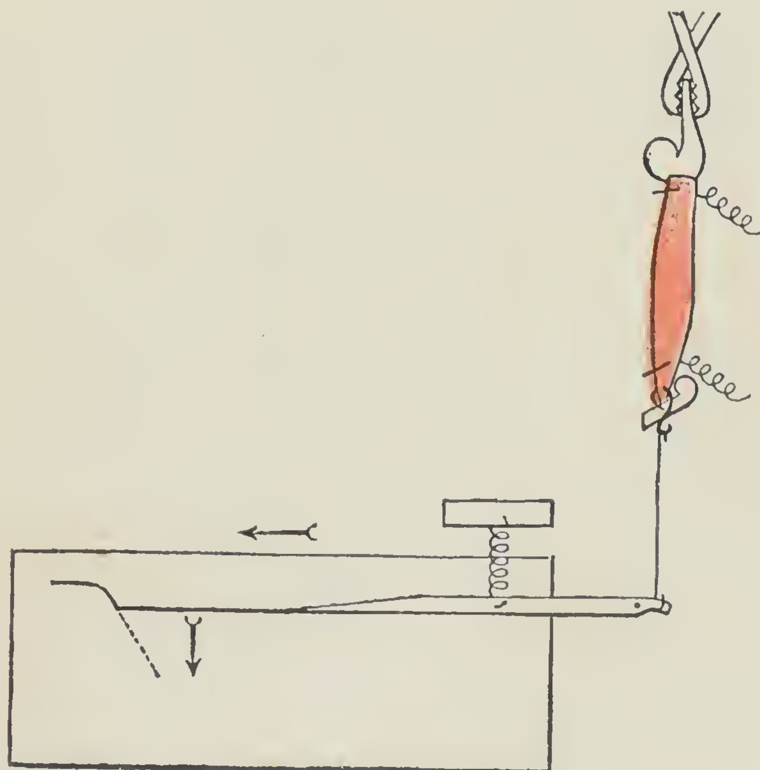


5.

Influence de l'intensité d'excitation.

Période latente. Le raccourcissement du muscle ne commence pas au moment de l'excitation, moment qui peut être déterminé très exactement, si l'on se sert de l'excitant électrique; le point *r* sur l'abcisse de la courbe musculaire de la figure 3 représente le moment de l'excitation tel qu'il a été déterminé empiriquement : le temps, qui correspond à la longueur de l'abscisse, comprise entre le moment de l'excitation et le point où la courbe musculaire s'élève au-dessus de l'abscisse, s'appelle *période latente*. La durée de cette période latente dépend à un haut degré des conditions spéciales de l'expérience; en effet, les modifications de l'état mécanique, qui surviennent à l'*intérieur* du muscle, ne peuvent se manifester immédiatement au-dehors que dans des conditions tout-à-fait particulières d'expérimentation, ce qui serait le cas si toute influence d'inertie était éliminée. Il paraît toutefois que les premières modifications, qui sont déterminées dans le muscle par l'application d'un excitant, ne sont effectivement pas de nature mécanique; on voit, entre autres, que le temps, compris entre le moment de l'excitation et celui de la première modification de l'état mécanique du muscle, augmente si l'on abaisse la température, et diminue si on l'élève. Dans les conditions ordinaires d'expérimentation la durée de la période latente est un peu inférieure à un 1/100e de seconde.

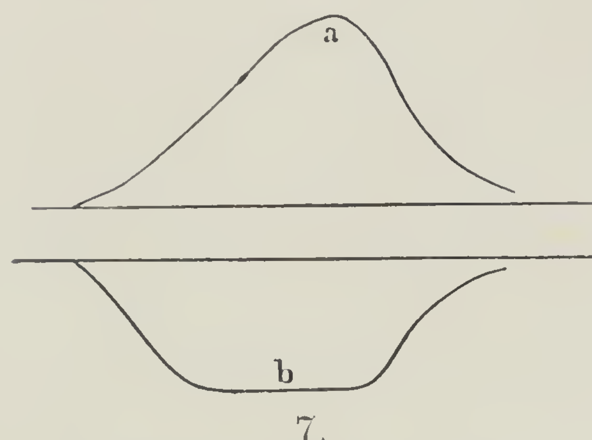
La courbe musculaire obtenue en évitant autant que possible les modifications de tension s'appelle *isotonique* et la courbe qui représente autant que possible



6.

Myographie isométrique.

les modifications de tension du muscle, sans que celui-ci ait pu se raccourcir, est nommée *isométrique*. On obtient le myogramme isométrique de la manière suivante : le muscle est attaché, tel que le dessin schématique de la figure 6 le représente, à un bras très court d'un levier à deux bras ; le bras le plus long est limité dans ses excursions par un ressort ; au delà du point d'attache de ce ressort le bras du levier se prolonge à une distance assez considérable et porte à son extrémité une pointe écrivante. La valeur des ordonnées du myogramme isométrique se détermine en poids d'une manière empirique ; elle varie d'après la force du ressort. Sous une température moyenne l'évolution de la tension d'un muscle, empêché de se raccourcir, s'écarte très peu de celle qu'il présente sous le régime isotonique, mais tel n'est plus le cas si on abaisse la température. La figure 7 représente deux myogrammes correspondants du même muscle ; le supérieur est le myogramme isotonique, l'inférieur le myogramme isométrique. On voit que le muscle atteint plus vite le maximum de sa tension que le maximum de son raccourcissement, et en outre, que le maximum de la tension persiste pendant un certain temps sans modifications.



7.
a. Myogramme isotonique. b. Myogramme isométrique (le même muscle à 5°).

Il est très rare qu'en dehors de l'expérimentation, les conditions de l'isotonie et de l'isométrie soient réalisées. Les services que le muscle est appelé à rendre dans l'organisme exigent plutôt qu'il subisse, en face d'une résistance donnée, une certaine modification de longueur. De cette manière seulement il peut exécuter du travail mécanique dans le sens physique du mot ; en effet, ce travail se mesure par le produit de la force multipliée par la distance qu'a parcourue le point d'application de la force. Néanmoins, si l'on veut scruter les processus intimes du muscle, il est très utile de comparer entre eux les phénomènes observés sous l'isométrie et l'isotonie, surtout parce que sous l'isométrie on élimine les modifications de forme, et par cela même le frottement et l'élasticité internes, qui compliqueraient les phénomènes. Les modifications de tension, que subit le muscle sous l'isométrie, représentent d'une manière plus simple les modifications de l'attraction moléculaire longitudinale, qui constituent les effets immédiats et nécessaires d'un processus d'excitation.

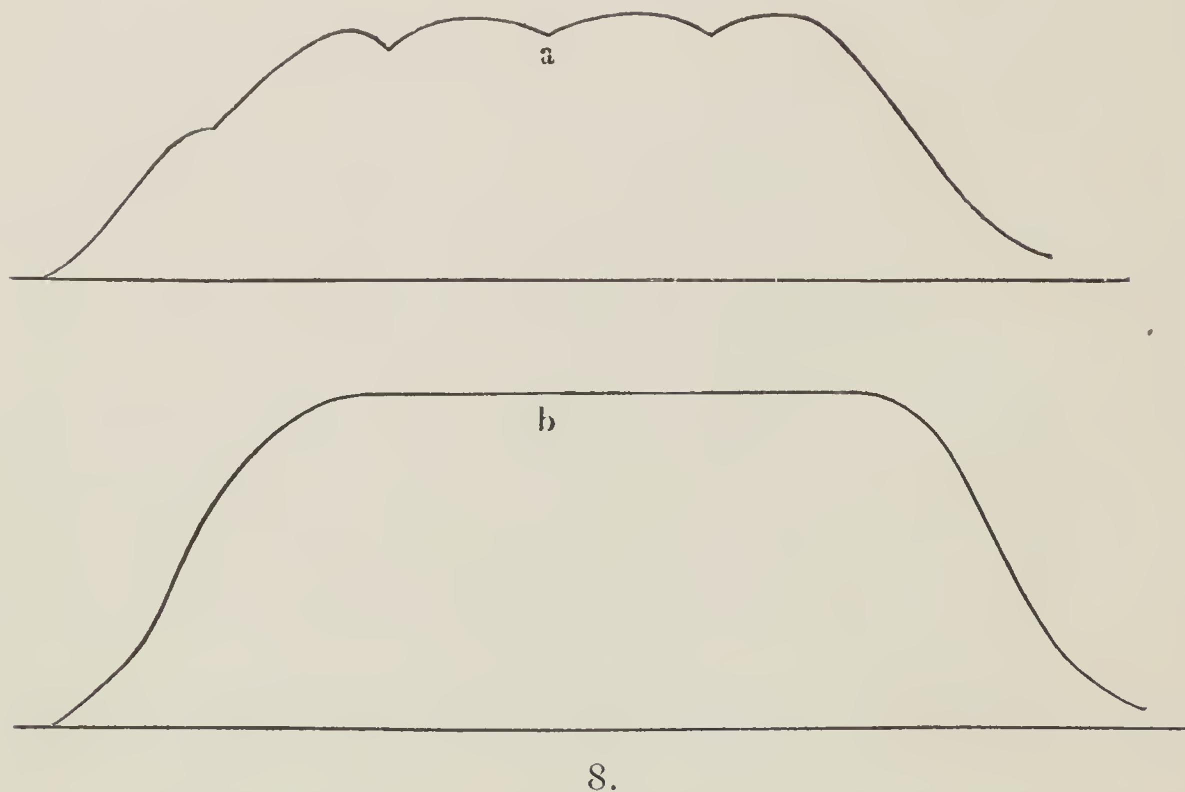
Il est encore un autre rapport sous lequel l'activité du muscle dans l'organisme diffère de celle que nous avons décrite jusqu'ici dans nos expériences.

Aucun mouvement de notre corps n'est dû à une simple secousse musculaire. Il s'agit toujours d'une série d'excitations, qui se succèdent rapidement les unes aux autres et qui provoquent dans le muscle un état de contraction plus ou moins prolongé et uniforme en apparence. Cet état du muscle s'appelle *tétanos*.

On peut déterminer artificiellement pour le muscle curarisé l'état tétanique, en faisant agir sur lui, à des intervalles déterminés, des courants d'induction; si une seconde excitation atteint le muscle avant que la contraction, déterminée par la première, ait eu le temps d'évoluer, on obtient ce qu'on a appelé une sommation de contractions : la seconde contraction se superpose à la première, de sorte que le sommet de la courbe vient se placer à un niveau plus élevé. Le degré de raccourcissement augmente encore, si on applique un troisième, un quatrième et même un cinquième excitant; puis on finit par atteindre un raccourcissement tel que, tout en répétant l'application de l'excitant, pourvu que celui-ci conserve la même intensité, ce raccourcissement ne peut plus être augmenté. Si l'intervalle, compris entre l'application de deux excitants, constitue une fraction notable de la durée totale d'une simple secousse, on remarque que la courbe tétanique présente, à son niveau supérieur, des ondes descendantes et montantes c'est-à-dire des rebroussements. Fait-on succéder de plus en plus rapidement les excitants les uns aux autres, la fréquence devient telle que les rebroussements disparaissent et que le muscle *semble* rester, sur la hauteur du tétanos, dans un état complètement uniforme.

Pour que cet état soit obtenu, les différents muscles, même ceux d'un même animal, exigent une fréquence différente d'excitation; l'intensité de l'excitant, la température, la fatigue interviennent aussi. Plus l'évolution de chaque courbe musculaire est lente, moins la fréquence d'excitation doit être grande pour que le tétanos parfait soit obtenu. Ajoutons encore que cette fréquence dépend aussi de la nature même de l'excitant. Sous les conditions ordinaires où se trouvent les muscles de notre propre corps, on obtient le tétanos parfait par l'application de 8 à 16 excitations par seconde. Le degré du raccourcissement tétanique, obtenu par l'addition d'excitations, dépasse celui de la simple secousse, et cela même dans le cas où un excitant unique, tout en devenant plus intense, n'augmentait plus le degré de cette secousse. Le raccourcissement tétanique dépasse donc celui déterminé par un excitant maximal ou hypermaximal. D'autre part, les excitants, qui, appliqués isolément sur le muscle, restent sans effet apparent à cause de leur peu d'intensité, pourraient déterminer un raccourcissement s'ils sont appliqués à des intervalles suffisamment rapprochés. C'est ce qu'on a désigné sous le nom de sommation d'excitations sous-minimales;

on pourrait encore dire que le seuil des excitants tétaniques se trouve plus bas que le seuil de la simple secousse.

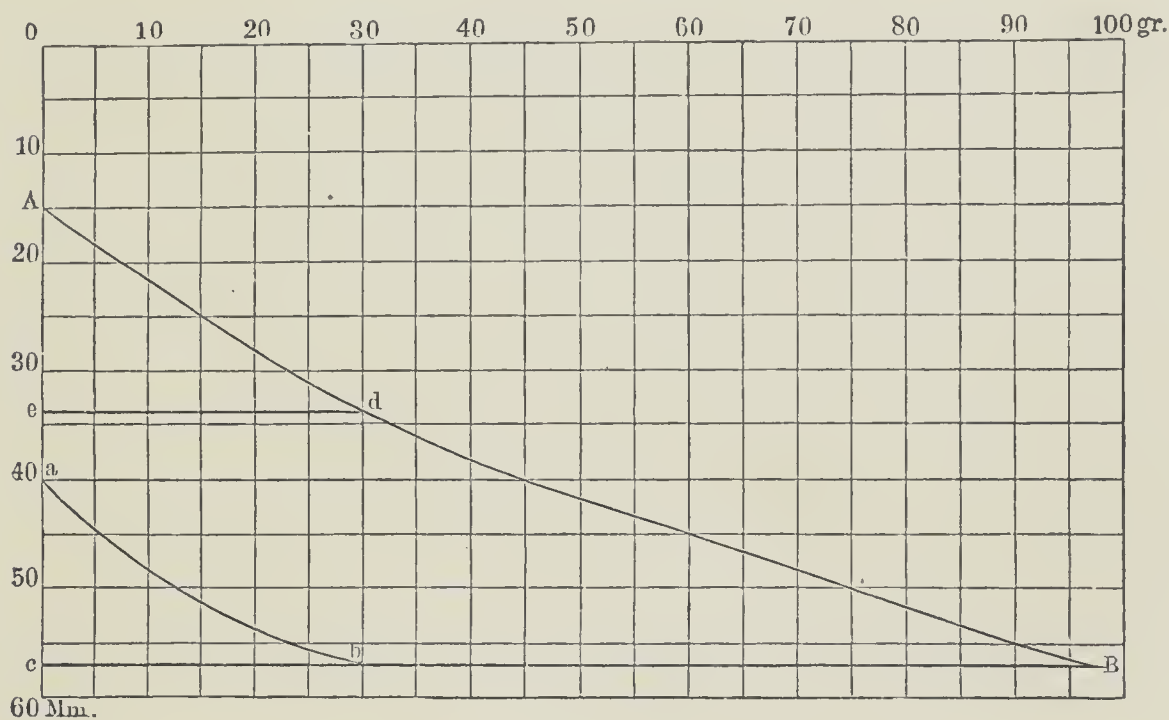


8.

Tétanos du même muscle de grenouille : a tétanos incomplet par l'application de 20 excitations maximales en une seconde ; b le tétanos complet obtenu par 40 excitations semblables.

Nous avons vu plus haut que le degré de raccourcissement ou celui de tension, qui accompagne la secousse musculaire de la grenouille, est plus petit pour la température de 19° C que pour une température plus élevée ou plus basse ; Ceci est vrai lorsqu'il s'agit d'une excitation unique maximale, ou hypermaximale ; au contraire, le tétanos maximal qui se manifeste à 19° C, est supérieur à celui qu'on obtient à des températures plus basses ; de cette manière l'avantage que possèdent les températures inférieures lorsqu'il s'agit de la simple secousse, est compensé, et au-delà, par une aptitude plus grande, conférée au muscle par des températures moyennes, d'additionner l'effet de chaque excitant. Sous l'influence de températures élevées, on voit que la hauteur initiale du tétanos devient encore plus grande ; seulement la fatigue survient ici plus rapidement. Le muscle, soumis à une température basse, semble être supérieur à celui qui a conservé la température moyenne, en ce qu'il parait se fatiguer moins vite. Toutefois cette supériorité est de nouveau compensée par le fait qu'il se contracte et qu'il se relâche moins vite. Si l'on mesure le service que le muscle peut rendre à l'organisme, par la hauteur du tétanos, la durée et la rapidité avec laquelle il apparait et disparait, on voit que, pour le muscle de la grenouille, la température moyenne doit être considérée comme la plus favorable.

Si l'on veut juger du *travail* que peut fournir le muscle en passant à l'état d'excitation, il faut connaître la courbe de l'extension du muscle en repos et celle du muscle excité ; ces deux courbes se laissent facilement déterminer par l'expérience et, comme on pouvait s'y attendre, elles sont différentes l'une de l'autre. De telles courbes sont représentées dans la fig. 9 par les lignes *a b* et A B. On a admis que le muscle en repos et non chargé possède la longueur de



9.

Courbes de l'extension : du muscle au repos *ab*, du muscle excité A B.

40 millimètres. Sous une charge de 5 grammes, cette longueur est portée à 45 millimètres. Si on augmente cette charge successivement de 5 grammes, le muscle acquiert la longueur de 49 millimètres, 52 millimètres etc... ; enfin, pour une charge de 30 grammes, la longueur est égale à 57 millimètres. Les premiers 5 grammes, suspendus au muscle, s'abaissent donc d'autant de millimètres que l'extrémité du muscle, c'est-à-dire de 5 millimètres ; la pesanteur exécute donc un travail positif de 25 grammillimètres, en même temps que le muscle est tendu par le poids de 5 grammes. Si on augmente la charge de 5 grammes, 10 grammes sont abaissés de 4 millimètres ; le travail de la pesanteur est donc égal à 40 grammillimètres. En continuant ce raisonnement de la même manière, on connaîtra la somme de travail qui a été fournie par la pesanteur, et qui a communiqué au muscle la longueur de 57 millimètres et une tension de 30 grammes. Ce même muscle fournira la même quantité de travail, mais en sens inverse, si on le décharge successivement de 5 grammes,

Il devient évident que, si on augmente peu à peu la charge du muscle et non par fraction de 5 grammes, et si on inscrit sur une surface enregistrante les modifications croissantes de longueur subies par ce muscle, on obtiendra la courbe d'extension représentée en *a b* ; pendant ce temps la pesanteur a fourni une quantité de travail proportionnelle à la surface *a b c*, circonscrite par cette courbe : cette même surface mesure également le travail qu'exécuterait le muscle, si on le déchargeait peu à peu, parce qu'alors il soulèverait graduellement des poids de moins en moins grands.

Admettons que ce même muscle, mis en état de tétanos, ait la longueur de 15 millimètres, s'il n'est chargé d'aucun poids, et que la courbe d'extension de ce muscle excité soit représentée par la ligne AB ; on voit qu'il faut une charge de 97 grammes pour communiquer à ce muscle excité la même longueur qu'il possédait à l'état non excité sous une charge de 30 grammes. On peut maintenant se représenter l'expérience suivante : le muscle non excité est chargé de 30 grammes et étendu ainsi à la longueur de 57 millimètres ; on empêche alors ce poids de 30 grammes de descendre plus bas, en le soutenant, et on le porte à 97 grammes. Si on attache de cette manière à un muscle des poids de plus en plus grands, on le soumet à une surcharge ; dans le cas présent, il est chargé de 30 grammes et surchargé par les 67 grammes restants. Ce muscle ainsi surchargé étant mis en tétanos, on voit que sa longueur de 57 millimètres ne correspond plus à une tension de 30 grammes, mais bien à celle de 97 grammes; il n'est donc plus surchargé, mais seulement chargé et, si on diminue cette charge d'une quantité minimale, il soulèvera le reste de la charge à une distance minimale. La charge de 97 grammes étant diminuée d'une manière continue jusqu'à la valeur de 0 gramme, l'extrémité inférieure du muscle inscrit, avec une vitesse proportionnelle à la diminution de la charge, la courbe d'extension AB ; en même temps le muscle élève un poids de moins en moins grand et exécute un travail qui se mesure par la surface triangulaire A B *c*, circonscrite par la courbe d'extension du muscle excité. Dans de telles conditions, le muscle exécuterait la plus grande quantité de travail qu'il est à même de fournir. Il est à remarquer toutefois qu'une partie du travail fourni a été dépensée d'abord pour étendre ce même muscle, pendant qu'il était à l'état de repos ; le travail réel du muscle est donc représenté par la surface comprise entre les deux courbes d'extension A B et *a b*. Si le muscle, avant d'être excité, est étendu par un poids de 30 grammes, représenté par exemple par un ressort suffisamment long, et si on le fait passer ensuite à l'état d'excitation, il se raccourcirait de la quantité *b-d*, tout en conservant sa tension de 30 grammes ;

dans ces conditions il fournirait une quantité de travail proportionnelle à la surface *cdcb*; son travail réel se mesurerait par la surface *cdab*.

Le cas idéal, où le muscle exécute la quantité maximale de travail, est réalisé d'une manière approximative dans les conditions suivantes : le bras étendu est mis en position horizontale, et l'on place dans la main un poids lourd ; dans ce cas le muscle biceps brachial, qui peut demeurer sans excitation, est étendu et surchargé : il est étendu, puisque sa longueur naturelle à l'état de repos est plus petite que la distance actuelle de ses deux points d'insertion ; il est surchargé, parce que l'olécrâne, enfoncé dans la fosse olécrânienne, vient buter contre l'humérus. Si on soulève maintenant le poids en fléchissant le coude, on raccourcit le bras de levier sur lequel ce poids agit, et le biceps brachial se décharge à mesure qu'il se raccourcit. Un cas plus important encore, où la quantité de travail fournie par le muscle est augmentée par suite d'une extension initiale, se rencontre dans le cœur : le muscle du cœur à l'état de repos est fortement distendu avant chaque contraction par le sang qui afflue dans ses cavités ; toutefois le raccourcissement du muscle cardiaque ne s'accompagne pas d'une diminution notable de la résistance.

Il ressort directement du diagramme des courbes d'extension que dans deux cas extrêmes le travail est nul, même si le muscle est mis en tétanos maximal : une première fois, si le muscle se contracte sans être chargé, et une seconde fois, si le muscle porte une surcharge qui est et reste plus grande que la tension correspondante à la longueur initiale du muscle excité. On voit encore que la charge, qui peut être soulevée par le muscle, devient de plus en plus petite à mesure que le raccourcissement, subi par le muscle excité, devient plus grande. On remarque aussi que la surcharge qui peut être soulevée par le muscle, s'accroît à mesure que la tension initiale communiquée au muscle en repos devient plus grande; il est à noter également que le même excitant minimal doit suffire pour détacher, du point d'affleurement inférieur, des charges très différentes, etc..., autant de particularités auxquelles on a attaché jadis une grande importance et pour la démonstration desquelles on a imaginé des expériences compliquées.

Si nous faisons un usage prolongé du même muscle, nous y provoquons la sensation de la fatigue, d'où l'on peut conclure que le muscle a été sensiblement modifié par son activité. C'est, en effet, ce qui doit arriver, puisque le travail exige la formation d'énergie cinétique et que cette dernière ne peut se réaliser qu'aux dépens d'énergie préexistant sous une autre forme. Cette énergie emmagasinée, qui se transforme dans le cas présent, ne peut être conçue que

sous la forme d'énergie potentielle chimique. Les substances, qui constituent le substratum de cette forme d'énergie, doivent être consommées par le travail musculaire, c'est-à-dire que les processus chimiques sont la source de ce travail. Cette conclusion est confirmée par une expérience journalière. Nous savons, en effet, qu'un travail corporel, par exemple l'ascension d'une montagne, augmente le besoin de la respiration, et un fait, qui expérimentalement se démontre avec facilité, c'est que l'augmentation de l'activité respiratoire s'accompagne d'une élimination plus grande d'acide carbonique. L'apparition de cet acide carbonique indique l'existence de processus de combustion qui, comme dans la machine à vapeur, servent d'intermédiaire entre l'énergie potentielle chimique et la production de travail. Du reste, la formation d'acide carbonique dans le muscle, qui fournit du travail, a été démontrée par des expériences directes sur l'organe isolé.

L'analyse chimique de la substance musculaire nous a appris qu'elle possède la composition suivante :

Eau	80
Corps albuminoïdes	16
Graisses	1
Glycogène et autres hydrates de carbone.	1
Créatine et substances analogues . .	0,5
Sels	1,5

Les processus de combustion, donnant comme produit de l'acide carbonique, peuvent se porter sur l'albumine, la graisse et l'hydrate de carbone. Il semble que le travail musculaire ne s'accompagne pas d'une consommation notable d'albumine, puisque l'homme et l'animal bien nourris n'éliminent pas, sous l'influence du travail musculaire, une quantité plus considérable du principal produit de désassimilation de l'albumine, c'est-à-dire d'urée. Les hydrates de carbone et les graisses sont formés dans la plante par ses processus d'assimilation. L'énergie de vibrations éthérées de la lumière est consommée dans les parties vertes de la plante et produit une quantité considérable de travail, qui sert à vaincre la puissante affinité chimique entre le carbone et l'hydrogène d'une part et l'oxygène d'autre part. L'acide carbonique est dissocié et, à la suite de ce processus de réduction, se forment des composées riches en carbone et en hydrogène qui sont les hydrates de carbone et les graisses. La combustion de ces dernières substances peut refaire, au moins en partie, la quantité de travail qui a été employée lors de la réduction. C'est ce qui a lieu dans la profondeur de l'organisme animal, où l'oxygène absorbé par la respiration est

apporté par le sang en circulation, et où la nutrition amène en quantité notable les hydrates de carbone et les graisses.

Le muscle, séparé de l'organisme et dans lequel toute circulation est arrêtée, peut encore être excité artificiellement et fournir une quantité considérable de travail. Un tel muscle ne dégage pas d'oxygène dans le vide ; il ne renferme donc pas ce gaz en combinaison physique ni en combinaison chimique instable ; en outre, il peut travailler dans un milieu ne renfermant pas d'oxygène. Il s'ensuit que les combustions des hydrates de carbone et des graisses, qui engendrent de l'acide carbonique et de l'eau, ne peuvent pas se faire dans le muscle de la même manière que la combustion du charbon sur la grille de la machine à vapeur, c'est-à-dire en consommant de l'oxygène libre ; aussi sommes-nous plutôt forcés d'admettre que la partie de la substance musculaire, où se passe le processus chimique, possède une structure moléculaire telle, que les complexus des atomes combustibles, ainsi que l'oxygène nécessaire pour la combustion, sont déjà réunis avant la combustion dans cette même molécule, et cela dans des positions telles que provisoirement ils ne peuvent se combiner entre eux. L'albumine qui constitue une grande partie de la substance musculaire, possède une structure qui est certainement très compliquée et qui laisse un champ libre aux hypothèses sur de telles dispositions intramoléculaires. Cette manière de voir, que les faits nous imposent, permet de comprendre bien de phénomènes présentés par le muscle. La simple secousse du muscle est analogue à une explosion ; toutefois ce qu'il y a de remarquable en elle, c'est que l'explosion se limite et qu'une petite partie seulement de la masse explosible, bien déterminée sous des conditions données, se trouve atteinte. Le fait que le muscle, sous l'influence d'une cause externe presque négligeable, se contracte et fournit ainsi une quantité relativement considérable de travail, est en effet bien moins étonnant que celui qu'il ne s'épuise pas directement d'une manière complète, comme le ferait la charge d'une arme à feu en explosion. Le muscle répond à une série d'excitants d'intensité égale par une même série de secousses, produisant chacune une égale quantité de travail ; on peut facilement imaginer des dispositions intramoléculaires telles, que les combustions se limitent à un complexus atomique et que chaque nouvelle excitation agit sur un nouveau complexus atomique.

Si l'on fait exécuter au muscle une longue série de contractions, en y appliquant des excitants de même intensité, bientôt survient le phénomène de fatigue, qui se caractérise par une augmentation de la durée de la secousse et par une diminution du degré de raccourcissement. Mais il suffit d'interrompre

cette série de contractions, même pendant un temps relativement court, pour que le muscle se restaure, au moins partiellement ; et ce que nous disons ici s'applique au muscle isolé, dans lequel toute circulation sanguine est interrompue. Il faut donc que, dans ce court espace de temps, il se produise dans la substance musculaire des modifications, qui ne consistent probablement pas en assimilation de nouvelles substances dans la molécule active, mais plutôt en transpositions intramoléculaires. Nous sommes autorisés à admettre que les molécules de la substance musculaire, dont il est question ici, possèdent un noyau autour duquel les complexus atomiques, qui seront atteints par la combustion, se groupent de nouveau, et toujours de la même manière, pendant l'état de repos. Le noyau de formation lui-même ne serait pas attaqué par l'activité musculaire ; les produits de la combustion intramoléculaire quitteraient la molécule ; les complexus oxydables, qu'il y a lieu de se représenter placés dans les chaînons latéraux, reformeraient les rangs, et, dans le cas où du sang vivant circule dans le muscle, la molécule réparerait matériellement sa perte.

Du reste il n'y a pas lieu d'admettre que le noyau de formation, qu'il faut considérer comme de nature albuminoïde, reste complètement intact pendant un travail musculaire intense ; en effet, si l'augmentation de l'élimination de l'urée n'accompagne pas directement l'effort corporel, on remarque toutefois qu'elle survient plus tard dans une certaine mesure, ce qui permet de conclure qu'une consommation d'albumine s'est faite ; toutefois celle-ci ne peut entrer en ligne de compte comme source d'énergie. Elle est plutôt, par rapport à la consommation des hydrates de carbone et des graisses, dans la même relation que l'usure des parties, constituant la machine à vapeur, l'est vis-à-vis du chauffage.

On est tenté de considérer l'état chimique de la substance musculaire en repos comme étant en équilibre instable. C'est ce qu'on peut se représenter en admettant, que les atomes d'oxygène et les complexus atomiques combustibles sont voisins les uns des autres dans la molécule, et qu'en même temps ils sont suffisamment éloignés, pour que les vibrations moléculaires habituelles ne franchissent pas les limites de leurs sphères d'activité respectives : une cause minime, mais suffisante pour amplifier les vibrations atomiques intramoléculaires, fera que cette limite se trouvera franchie à un endroit favorisé, et alors une réaction circonscrite à ce niveau s'en suivra.

On peut se représenter facilement que la combustion d'hydrates de carbone et de graisses en acide carbonique et en eau, transforme de l'énergie chimique potentielle en mouvement moléculaire ; mais il est plus difficile d'expliquer comment il se fait que ce mouvement moléculaire est disposé dans un ordre

tel, qu'il agit vers l'extérieur dans une même direction et exécute du travail en déplaçant des masses extérieures. En effet, le muscle, comme toute autre machine, ne dispose, sous forme de travail mécanique, que d'une fraction de l'énergie potentielle consommée; la grande partie du mouvement moléculaire produit est disposé sans ordre et apparaît comme *chaleur*. La production de chaleur dans le muscle ne peut même pas être considérée comme un phénomène accessoire, qui manque son but, tel que cela est le cas pour l'échauffement de la machine à vapeur. En effet, les processus chimiques du muscle constituent pour l'organisme la source principale de chaleur. D'autre part, l'échauffement du muscle a fait progresser sensiblement nos connaissances théoriques, car on peut mettre le muscle dans des conditions telles, que toute l'énergie dépensée par son activité apparaît sous forme de chaleur ; or la mesure de cette quantité de chaleur constitue actuellement le seul moyen, qui nous permet d'évaluer l'intensité de l'ensemble des processus chimiques qui se rattachent à l'activité musculaire. Les conditions indiquées ci-dessus sont réalisées si on mesure à l'aide d'aiguilles thermo-électriques, enfoncées dans la substance musculaire, l'augmentation de température subie par le muscle, dont la contraction soulève et laisse tomber un poids librement suspendu ; comme on peut déterminer facilement le poids de la substance musculaire en expérience, et qu'on connaît approximativement la chaleur spécifique de celle-ci, on peut de cette manière déterminer l'augmentation de la quantité de chaleur contenue dans le muscle. Le soulèvement du poids a transformé une partie de l'énergie consommée en travail extérieur, mais ce poids, en retombant, ébranle aussitôt le muscle et lui communique une quantité de chaleur, équivalente à ce travail. De cette manière, on a reconnu, entre autres faits, que l'intensité du processus chimique, toutes choses égales d'ailleurs, est augmentée par une élévation de température. Ensuite, cette méthode a permis de faire la démonstration d'un fait soupçonné déjà antérieurement, à savoir, que l'intensité du processus chimique s'accroît dans le muscle lorsqu'on lui impose un travail plus grand, ou bien lorsqu'on le dispose de telle façon que la modification de son état mécanique se traduise plus en augmentation de tension qu'en raccourcissement. Provisoirement il est impossible de fournir une explication suffisante de cette étonnante faculté d'adaptation de la machine musculaire. Il est toutefois naturel de supposer que l'évolution du processus chimique du muscle est différente, selon qu'on donne libre jeu aux déplacements internes de la substance musculaire, qui doivent accompagner les modifications de sa forme, ou bien qu'on les empêche de se produire, ce qui se fait de la manière la plus parfaite par le régime isométrique.

Si on conduit l'expérience thermométrique de telle manière que le poids, soulevé par le muscle contracté, reste fixé à son niveau le plus élevé, on mesure seulement cette quantité de chaleur qui ne s'est pas transformée en travail mécanique, et en soustrayant cette quantité de chaleur de celle qui a été trouvée par le premier procédé, on obtient celle qui doit être équivalente au travail exécuté. Ce dernier peut être mesuré facilement, et on obtient de cette manière la donnée fondamentale pour déterminer l'équivalent mécanique de la chaleur. Les déterminations, faites d'après cette méthode, ont conduit pour l'équivalent mécanique de la chaleur à des chiffres, qui concordent presque complètement avec ceux obtenus par les physiciens, ce qui constitue une preuve importante en faveur de l'exactitude de la méthode employée.

L'excellence d'une machine à vapeur se juge, entre autres, d'après le rapport qui existe entre cette partie de la quantité de l'énergie consommée — mesurée par la chaleur de combustion des matériaux employés —, qui peut être obtenue sous forme de travail mécanique, et cette autre partie qui devient, comme on dit très bien, de la chaleur perdue. La méthode indiquée permet de déterminer facilement ce rapport pour le muscle qui, à ce point de vue, constitue une machine très parfaite : en effet, les meilleures machines à vapeur donnent seulement comme rendement en travail mécanique 7 $^1/_3$ % de la chaleur de combustion du charbon, les moteurs à gaz presque 11 %; le muscle, au contraire, transforme en travail 30 %, et même au delà, de la quantité d'énergie consommée.

Une question très importante, en ce qui concerne la théorie de l'activité musculaire, est celle de savoir si, oui ou non, nous pouvons nous représenter l'énergie, apparaissant sous forme de travail, comme se trouvant d'abord dans le muscle sous forme de chaleur, comme c'est le cas pour la machine à vapeur. Une déduction de la seconde loi de *Clausius* sur la théorie mécanique de la chaleur, semble trancher cette question d'une manière définitive. L'énergie qui préexiste sous forme de chaleur, ne peut servir à fournir du travail que dans le cas où les transformations sont conduites de telle manière que la chaleur passe d'un corps plus chaud à un corps plus froid, et l'utilisation de la chaleur dépend à un haut degré de la différence de température de ces deux corps. Or les différences de température qui surviennent dans le muscle, sont trop petites pour que la production de travail se réalise par cette voie.

Parmi les hypothèses à l'aide desquelles on a tenté de relier le processus de combustion du muscle à celui de la production de travail, il y a celle formulée par *Fick*, qui s'accorde le mieux avec les faits connus jusqu'à ce jour : la combustion de l'hydrate de carbone et de la graisse, aboutissant à

la formation d'acide carbonique et d'eau, ne se fait pas en un temps, mais il se forme, entre autres, un produit intermédiaire ; celui-ci agit sur certaines parties de la substance musculaire, en modifiant spécialement leurs constantes physiques, ce qui a pour effet d'augmenter l'attraction longitudinale entre les éléments d'une substance répandue le long de la fibre musculaire. L'attraction longitudinale qui peut se manifester, d'après les circonstances, par un raccourcissement ou par une modification de tension, est proportionnelle à chaque instant à la quantité du produit intermédiaire, qui se trouve dans le muscle en ce moment. A mesure que le produit intermédiaire se détruit par le processus de combustion qui progresse, le muscle rentre dans son état initial.

Il est certain que l'activité musculaire produit une substance, qui, d'une part, doit être considérée comme un produit d'oxydation d'hydrate de carbone ou de graisse, et qui, d'autre part, se transforme par la combustion en acide carbonique et en eau. Cette substance peut s'accumuler dans une certaine mesure dans le muscle : lorsque le muscle est soumis pendant un certain temps à la tétanisation, il acquiert une réaction franchement acide, due à la présence d'un acide fixe, qui, pour la plus grande part au moins, est de l'acide lactique. Ce même acide se forme aussi dans le muscle par ces processus qui accompagnent sa mort, celle-ci étant également précédée de contractions. On peut, en faisant une seule injection de la solution physiologique de chlorure de sodium, réparer l'activité d'un muscle qui, à la suite de la fatigue, se contractait lentement et se relâchait seulement d'une manière incomplète ; il est probable que cette action réparatrice de la solution saline s'exerce en éloignant l'acide lactique accumulé dans le muscle. Si l'on fait circuler artificiellement du sang à travers les muscles isolés d'animaux homœothermes, ce sang devient riche en acide lactique à la suite d'un tétanos prolongé. C'est ce qui n'a pas lieu pour le sang veineux, qui s'écoule de muscles travaillant dans le corps entier et dans des conditions normales : une augmentation de travail n'y détermine qu'un accroissement d'acide carbonique. Ces différentes observations indiquent qu'il se forme de l'acide lactique lors de l'activité musculaire, mais que celui-ci subit aussitôt, dans les conditions normales, une combustion plus avancée. Si cette combustion ne se fait pas, il survient des états de contraction permanents. Il n'est donc pas invraisemblable que le raccourcissement normal du muscle repose également sur la présence tout à fait passagère de l'acide lactique dans la substance contractile.

D'après cette manière de voir, il faut considérer le relâchement de la fibre musculaire, qui suit son raccourcissement, comme dû à un travail chimique.

En effet, il ne peut paraître superflu que de l'énergie soit consommée pour faire rentrer la substance musculaire dans son état initial. Evidemment, cette quantité d'énergie ainsi consommée ne peut être employée directement pour exécuter du travail extérieur. Si on place librement sur un porte-objet un muscle, et qu'on le laisse se raccourcir et se relâcher, on observe sous le microscope que chacune de ses fibres reprend son diamètre primitif et conséquemment aussi sa longueur primitive; mais l'ensemble du muscle reste considérablement raccourci, chacune de ses fibres ayant pris une disposition en zigzag. On voit par là, d'une part, que les fibres musculaires sont ramenées, par le jeu de forces intérieures, à leur état primitif d'équilibre en ce qui regarde leur longueur et leur diamètre; d'autre part, qu'il persiste des déplacements latéraux entre les éléments, lorsque ceux-ci ne sont pas tendus par une force extérieure, tel qu'un poids. La flexibilité des fibres musculaires fait que le processus chimique de la période de l'énergie décroissante ne peut servir à exécuter du travail extérieur.

Pour le muscle qui doit exécuter une certaine quantité de travail dans un temps donné, il est tout aussi important de se relâcher rapidement que de se raccourcir rapidement; en effet, la quantité de travail (produit du poids par la hauteur), qu'il peut fournir par une contraction unique, est limitée; le muscle peut seulement recommencer de produire la même quantité de travail, lorsqu'il est rentré dans l'état de relâchement. C'est de cette manière que, lors de l'ascension d'une montagne, nous pouvons élever notre corps à une hauteur considérable.

Toutefois, le muscle remplit dans l'organisme d'autres fonctions utiles, par cela qu'il reste longtemps, lors de sa contraction, dans un certain degré de raccourcissement; tel est le cas, lors de la station, pour les muscles de la jambe et du tronc. Ici, il ne se produit pas de travail dans le sens physique du mot; la consommation d'énergie chimique potentielle reste toutefois considérable, ainsi que cela a été démontré par des expériences thermométriques sur le muscle isolé. En effet, un tel muscle, tenu par la tétanisation en état de raccourcissement permanent, produit une quantité très considérable de chaleur; celle-ci toutefois est inférieure à celle dégagée par le même muscle, mis en contraction à des intervalles réguliers mais aussi rapprochés que possible, et qui soulève toujours à nouveau le même poids.

On pourrait s'imaginer que le muscle, sous l'influence d'un processus de courte durée et consommant une quantité d'énergie relativement petite, serait mis dans un état tel qu'il tiendrait soulevé le poids, sans devoir dépenser encore de l'énergie; cette possibilité n'est pourtant pas réalisée : les fibres d'un muscle, qui maintient soulevé un poids, se trouvent probablement dans un échange

permanent de contraction et de relâchement, et pendant ce temps les différentes fibres et les différentes parties d'une même fibre sont au même moment dans un état différent. L'apparition et la disparition continues de l'état de contraction différencient le muscle, mis dans un état permanent de tétanos, de celui tombé en rigidité cadavérique. Si on prolonge quelque peu l'état de contraction d'un même élément musculaire, on altère profondément, et cela pour un temps assez long, la mobilité de cet élément, et on lui enlève ainsi cette propriété, si utile pour le fonctionnement de l'organisme, de répondre différemment aux fines nuances de l'intensité de l'excitation.

Le moment est arrivé de nous étendre quelque peu sur la *structure intérieure de la fibre musculaire*. Celle-ci peut être considérée comme un tube ; en effet, elle possède une enveloppe solide, fermée de toutes parts et qui renferme une masse plus mobile. L'enveloppe, désignée sous le nom de sarcolemme, résiste assez bien aux différents réactifs chimiques et, au point de vue physique, elle possède aussi de l'analogie avec les éléments des tissus élastiques. On ne peut découvrir dans le sarcolemme des détails de structure, et son épaisseur ne peut être mesurée. L'examen histologique démontre que le contenu du sarcolemme est différencié à un très haut degré. Les différentes fibres musculaires ont conservé toutefois, comme reste, une quantité très variable du protoplasme primitif : c'est ce qui se remarque surtout au voisinage des noyaux, où le contenu présente l'aspect granuleux du protoplasme non différencié. Les noyaux se retrouvent, en nombre plus ou moins considérable, dans toute fibre musculaire ; ils sont tantôt périphériques, tantôt répandus sans ordre dans le corps de la fibre, tantôt encore disposés à la file dans l'axe de la fibre. Le protoplasme entoure les noyaux isolés et semble même les relier entre eux ; mais on ne sait pas encore au juste jusqu'à quel degré il participe à la structure du reste du contenu de la fibre. Ce que nous pouvons dire de plus certain sur cette structure, c'est qu'elle présente, suivant la longueur du muscle, deux séries tout à fait régulières et alternantes de couches, qui possèdent un pouvoir de réfraction différent. C'est ce qu'on peut déjà constater, à l'aide d'un faible grossissement, sur un muscle frais et encore vivant sur lequel on observe une série régulière de stries claires et obscures ; c'est là dessus que repose la dénomination de muscle strié. Nous savons, en outre, que les fibres musculaires traitées par différents réactifs se décomposent, soit en fibrilles longitudinales (alcool), soit en disques transversaux (liquides digestifs, acides). De ces observations on peut conclure que des substances différentes sont disposées, à l'intérieur de la fibre musculaire, d'une manière très régulière suivant sa longueur et son diamètre,

ce qui est confirmé par un examen plus approfondi (à l'aide d'un grossissement plus fort et par l'emploi des différentes méthodes de fixation et de coloration). Toutefois cela ne tranche nullement la question de savoir si les cloisons et les réseaux fibrillaires, que ces procédés font apparaître, sont préformés dans la fibre musculaire vivante. Provisoirement il suffit, pour les besoins de l'interprétation physiologique, de considérer comme démontré que le contenu de la fibre musculaire peut être très facilement déplacé; que ces déplacements peuvent se faire dans les différentes directions de l'espace, mais avec une facilité variable; que les diverses substances de nature chimique et physique différente possèdent entre elles dans l'espace des relations régulières, telles que les effets de leur influence réciproque s'additionnent entre eux pour produire une action d'ensemble extérieure. Provisoirement il n'est pas besoin d'admettre, à l'intérieur du muscle, plus de trois substances différentes; elles sont : le protoplasme non différencié, puis les substances isotrope et anisotrope. Il est très probable que le processus, qui est la source du travail, se passe dans une substance différente de celle qui est le substratum des modifications des propriétés physiques qui accompagnent l'excitation musculaire. Mais il faut bien admettre que la première substance doit constituer une fraction notable de la masse totale, puisque la quantité d'énergie, qui fournit le travail du muscle, doit avoir son équivalent matériel ; toutefois, s'il n'est pas possible que la quantité de cette première substance soit très restreinte, il se peut qu'elle possède dans l'espace des rapports moins constants que la seconde substance.

Dans toutes les tentatives qu'on fait pour attribuer, aux différents éléments histologiques de la substance musculaire, des fonctions déterminées, il faudra prendre en considération les faits suivants : les stries, qui apparaissent moins claires à la lumière transmise et non polarisée, disparaissent lorsqu'on les observe à travers les prismes de nicol entrecroisés, de sorte que les stries claires apparaissent sur un champ obscur. Si on intercale, sur le trajet des rayons lumineux, une fine lamelle de mica, les stries claires présentent des variations régulières de coloration à mesure qu'on tourne un des nicols : la substance des stries obscures est donc monoréfringente, celle des stries claires est biréfringente. Ces phénomènes se présentent lorsque la fibre musculaire est placée transversalement par rapport à l'axe du microscope ; au contraire les fines coupes transversales du muscle ne présentent pas de phénomènes de polarisation. La biréfringence du muscle est donc analogue à celle des cristaux à un axe (soit dit en passant, comme les cristaux à un axe positif). Il est donc impossible de ne pas admettre que les éléments, qui déterminent la

biréfraction du muscle, possèdent une disposition fixe et déterminée dans l'espace. Quant au rapport, qui pourrait exister entre la forme cristalline de ces éléments et celle des cristaux, qui présentent les phénomènes pyroélectriques, nous ne saurions émettre aucune opinion.

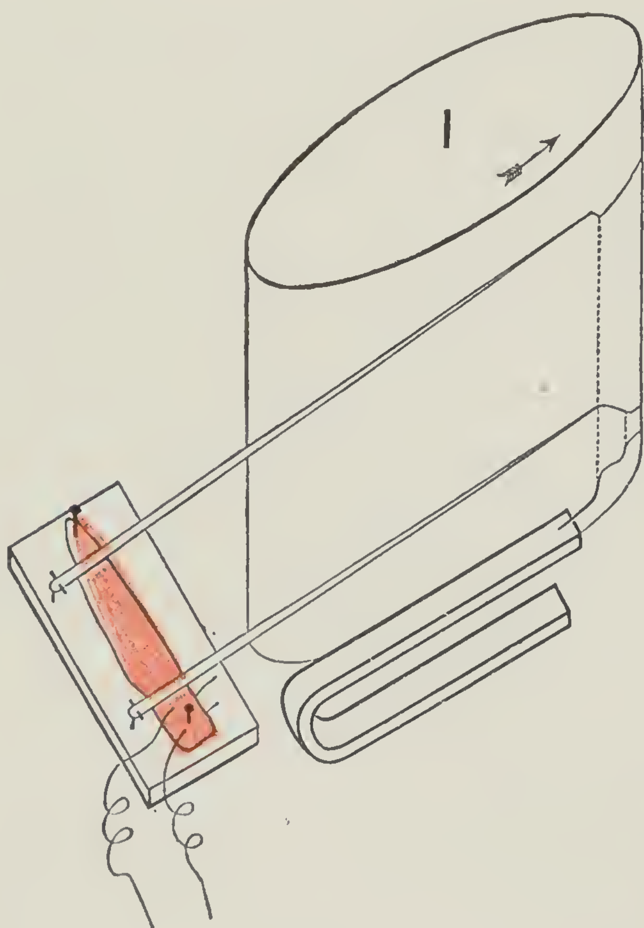
En appliquant sur la fibre musculaire de forts grossissements, on remarque que les stries transversales biréfringentes sont interrompues longitudinalement et transversalement par de la substance monoréfringente. Celle-ci parait former un tout continu à travers la fibre musculaire entière. La substance biréfringente, au contraire, se présente comme formée par des particules à forme régulière, disposées dans un certain ordre et sans continuité anatomique (disdiaclastes de Brücke).

Si l'on observe au microscope la fibre musculaire pendant qu'elle se contracte, on voit que la hauteur des différentes stries diminue à mesure que la fibre s'épaissit ; l'inverse se présente, si on étend la fibre musculaire. On peut encore juger de l'apparition ou de la non apparition des changements dans la hauteur des stries par l'expérience suivante : on comprime, entre deux plaques en verre, un couturier de grenouille fraîchement préparé, et on regarde, à une certaine distance, cette préparation tenue devant la fente éclairée d'une chambre obscure, on observe alors, des deux côtés de la fente, comme pour les spectres d'un réseau quelconque, micromètre ou autre, des spectres de diffraction, dont l'intensité et la netteté décroissent à des distances et des largeurs déterminées. Si on excite le muscle et qu'on lui permet de se raccourcir, on constate que les distances et les largeurs de ces spectres augmentent, ce qui indique que la structure, qui est cause de la diffraction, a augmenté de finesse. L'inverse se présente si le muscle non excité est étiré. Mais si le muscle est empêché de se raccourcir pendant qu'il est excité, aucune modification ne survient dans les spectres. Il s'ensuit que les déplacements internes, qui se manifestent par les modifications de la striation transversale, surviennent seulement dans le cas où le muscle, soit excité, soit soumis à une force extérieure, modifie en même temps sa forme, et que ces déplacements internes ne surviennent pas lorsque le muscle excité est empêché de modifier sa forme extérieure.

Les constantes optiques de la substance musculaire ne se modifient pas par l'excitation, celle-ci étant accompagnée ou non de changements de forme. On n'a pu constater aucun changement dans les indices de réfraction soit de la substance anisotrope seule, soit de la fibre musculaire entière. On a décrit dans la fibre musculaire, qui, sous l'action de liquides fixateurs, s'épaissit à certains

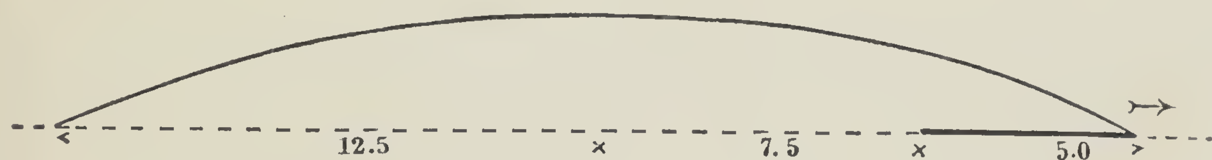
endroits, différents déplacements des substances isotrope et anisotrope ; on crut que ces endroits épaissis constituaient des parties de la fibre fixées à l'état d'excitation, et, de la comparaison des différences histologiques que présentait la structure des parties épaissies et non épaissies, on s'autorisa à tirer des conclusions importantes sur le déplacement interne qui survient lors du passage de l'état de repos à celui d'excitation. Mais ces conclusions ont presque perdu leur base depuis qu'on sait que l'état passager d'excitation, qui survient dans la fibre musculaire vivante, ne s'accompagne d'aucune modification dans l'indice de réfraction de la substance musculaire, tandis que les gonflements, qui surviennent dans la fibre musculaire qui meurt, réfractent la lumière (à cause de la sortie d'eau), d'une manière plus considérable que la substance musculaire vivante.

La segmentation régulière du contenu musculaire permet de comprendre, comment il peut se faire que les différentes parties d'une même fibre soient au même instant dans des états différents, et aussi comment l'excitation, une fois produite dans un segment, peut se propager de segment en segment jusqu'à l'extrémité de la fibre musculaire. On peut, en effet, faire apparaître facilement cette *propagation ondulatoire de l'excitation* à travers la longueur de la fibre musculaire. Pour cela on met à profit l'épaississement que l'excitation communique au muscle ; on prend un muscle dont les fibres vont d'une extrémité à l'autre, soit, par exemple, le muscle couturier de la grenouille. Ce muscle est tendu sur un plan résistant, et près de chacune de ses extrémités on place transversalement un levier léger, qui peut inscrire ses excursions sur un plan enregistreur en mouvement ; une paire d'aiguilles, enfoncées dans une des extrémités du muscle, permet d'y faire passer un courant d'induction. Celui-ci excite d'abord cette extrémité musculaire, et les courbes décrites par chacun des deux leviers montrent



10.
Mesure de la vitesse de transmission
de l'excitation dans le muscle.

que le muscle s'est épaissi dans le voisinage du point d'excitation plutôt qu'à l'autre extrémité. On peut, à l'aide de cette méthode, déterminer aussi la vitesse avec laquelle l'onde d'excitation se propage dans la fibre musculaire. Il suffit pour cela qu'au début de l'expérience les pointes écrivantes des deux leviers soient placées exactement l'une au dessus de l'autre, et que la vitesse du plan enregistreur soit déterminée à l'aide des vibrations d'un diapason. La durée qui correspond à la distance horizontale entre le point d'élévation de chacune des courbes d'épaississement, représente le temps employé par l'onde d'excitation pour parcourir la partie de la fibre comprise entre les points d'application des deux leviers. Cette distance peut être facilement mesurée. Pour le couturier de la grenouille on a trouvé, par une température moyenne, une vitesse de propagation d'environ trois mètres par seconde; cette vitesse augmente à mesure que la température s'élève; dans les muscles de l'homme elle paraît atteindre environ le chiffre de 10 mètres par seconde. Comme la durée d'une contraction unique est d'environ un dixième de seconde, et comme, d'autre part, la longueur de la fibre musculaire du couturier de la grenouille ne dépasse pas 5 centimètres, on peut estimer que la longueur de chaque onde d'excitation est de 25 centimètres chez la grenouille. Représentons-nous que la contraction se passe de telle manière que l'onde d'excitation entre dans le muscle par une de ses extrémités et se propage ensuite le long de ce muscle; il s'ensuit que l'extrémité antérieure de l'onde arrive à l'autre extrémité musculaire avant que l'élément musculaire, qui est entré le premier en état d'excitation, ait atteint le maximum de modification. C'est ce qui ressort clairement de la figure 11, dans laquelle l'onde d'excitation est



11.
Onde d'excitation du muscle.

représentée dans le moment où elle arrive à la seconde extrémité du muscle. La première extrémité du muscle se trouvera en excitation maximale lorsque le sommet de l'onde d'excitation y arrive, donc, d'après les chiffres que nous avons acceptés, un $^1/_{40}$ de seconde plus tard. La contraction dure depuis le moment où l'extrémité antérieure de l'onde d'excitation entre dans la première extrémité du muscle jusqu'au moment où l'extrémité postérieure de l'onde quitte

à nouveau la seconde extrémité du muscle. Ce temps est un $^1/_{10}$ de seconde et pendant ce temps l'onde d'excitation parcourt la dixième partie de trois mètres c'est-à-dire trente centimètres. Cette distance se compose de la longueur propre de l'onde et de la longueur de la fibre musculaire; la longueur de l'onde serait donc de vingt cinq centimètres. Si l'onde d'excitation était plus courte que la fibre musculaire, son extrémité postérieure entrerait dans la fibre avant que son extrémité antérieure en soit sortie, il y aurait donc un temps pendant lequel l'augmentation de raccourcissement serait, à chaque instant, juste aussi grande que la diminution de raccourcissement. La courbe musculaire isotonique devrait pendant un tel temps persister à une hauteur constante, et au lieu d'un sommet elle devrait présenter un plateau, ce qu'on n'a jamais observé.

La propriété que possède la substance musculaire de conduire l'excitation, doit être en rapport intime avec l'excitabilité de l'élément musculaire; en effet, si nous pouvons comprendre la propagation de l'excitation à travers la substance musculaire, c'est en nous représentant que l'état d'excitation dans une section transversale agit comme excitant sur la section transversale voisine. Dans le muscle frais, l'intensité de l'onde d'excitation ne paraît pas diminuer pendant son parcours à travers toute la longueur de la fibre; mais une telle diminution survient très manifestement comme premier indice de l'altération, et cela même avant que l'excitabilité locale aît disparu. Finalement l'excitation reste circonscrite à l'endroit de sa production, ce qui se reconnait à un épaississement survenu à cet endroit, c'est ce qu'on a nommé la *contraction idiomusculaire*. Cet épaississement, qu'on peut produire, par exemple en frappant le muscle à l'aide du scalpel, persiste longtemps, disparaît lentement et cela sans s'étendre aux autres parties du muscle. L'excitation du contenu d'une fibre musculaire ne se communique pas à la fibre voisine. Toutes les sections transversales d'une fibre musculaire ne sont pas simultanément en état d'excitation dans les processus normaux de l'organisme, où l'excitation est communiquée à la fibre musculaire par la terminaison nerveuse; il en est de même dans l'expérimentation, qui ne semble même pas posséder les moyens d'atteindre ce résultat.

Nous avons, dès le début de cette étude, déjà fait remarquer qu'un courant électrique traversant le muscle peut mettre celui-ci en excitation. On est tenté de croire qu'un tel courant, qui parcourt toute la longueur du muscle, pourra manifester son action excitante simultanément sur tous les points; c'est cependant ce qui n'existe pas. Si on relie les deux extrémités d'un muscle couturier de grenouille aux deux pôles d'un courant constant d'une pile, sur le trajet duquel est intercalé un interrupteur, on peut faire contracter le muscle

en fermant ou en ouvrant le courant. Deux leviers enregistreurs posés sur le muscle permettent de démontrer que dans le premier cas l'excitation surgit à l'endroit de sortie du courant (au cathode) et que de là elle s'est étendue sur la fibre musculaire ; qu'au contraire, dans le second cas, c'est-à-dire lors de l'ouverture du circuit, l'onde d'excitation est partie de l'anode. En dirigeant à travers la longueur du muscle un courant d'induction dont la fermeture et l'ouverture se succèdent, en un certain sens à des intervalles infiniment petits, on obtient des excitations qui partent presque exclusivement du cathode. Il paraît donc que le courant électrique excite la substance musculaire seulement à l'endroit où il y pénètre et à l'endroit où il en sort. Un courant électrique qui pénètre transversalement dans le muscle l'excite également, et ici les mêmes différences polaires se manifestent.

Pendant qu'un courant électrique traverse le muscle d'une manière constante, il n'existe généralement dans celui-ci aucune excitation ; toutefois on peut, dans la plupart des cas, trouver une intensité de courant telle que, tout en traversant le muscle d'une manière continue, il détermine une contraction qu'on a dénommée *contraction durable;* cependant la contraction de fermeture et celle d'ouverture sont toujours plus élevées que la contraction durable. Fréquemment l'excitation se prolonge, quoique à un faible degré, au delà de l'ouverture du courant constant, lorsque l'application de ce courant n'a pas été très courte.

Non seulement le muscle réagit sous l'influence des courants électriques appliqués artificiellement sur lui, en modifiant son état d'excitation, mais en outre, *il est lui-même le siège de forces électro-motrices.* On peut se convaincre de l'existence de ces dernières, entre autres moyens, en intercalant deux points différents de sa surface dans le circuit d'un dispositif qui permet de déceler l'existence d'un courant, tel, par exemple, qu'une boussole ; cette communication avec la surface musculaire ne peut être faite en y appliquant simplement des fils métalliques ; car, au point de contact entre le métal et le muscle, pourraient naître des forces électro-motrices ; en outre, le courant musculaire fermé de cette manière provoquerait rapidement aux points de contact des phénomènes de polarisation, diminuerait le passage du courant dans le circuit, et pourrait même l'arrêter complètement. Cette communication doit plutôt être établie à l'aide d'une combinaison de conducteurs impolarisables, dits électrodes impolarisables. Une combinaison qui remplit bien ce but et qui a fait ses preuves est la suivante : le contact immédiat avec le muscle se fait à l'aide d'argile plastique étirée en une pointe appropriée, argile qui a été obtenue en pétrissant de la poudre sèche d'argile avec une solution de chlorure de sodium

à 0,75 %. Un tube en verre est fermé à l'une de ses extrémités par de l'argile qui a été pétrie avec une solution concentrée de sulfate de zinc. On met en contact intime l'argile salée et l'argile zincique, le tube en verre est rempli d'une solution concentrée de sulfate de zinc où plonge une plaque de zinc bien amalgamé. L'extrémité de la plaque de zinc, qui ne plonge pas dans la solution et qui n'est pas non plus recouverte d'amalgame, peut être reliée directement avec un fil métallique quelconque d'un circuit. On désorganise l'une des extrémités d'un couturier de grenouille en la plongeant dans une solution chaude de chlorure de sodium à 0,75 %; on applique sur cette extrémité morte la pointe d'argile d'un des électrodes impolarisables, tandis qu'on met l'autre électrode en contact avec la surface du ventre musculaire à quelque distance de la *section thermique* (car c'est de ce nom qu'on appelle la limite entre la substance musculaire vivante et la substance musculaire morte); les choses étant ainsi disposées, la boussole indique l'existence d'un courant intense, qui, à l'intérieur de la partie musculaire vivante, se dirige de la section thermique vers le point de la surface non altérée intercalée dans le circuit. La surface naturelle du ventre musculaire est nommée, par opposition à la section transversale artificielle, section longitudinale naturelle. On peut donc dire aussi que le courant musculaire se dirige, en dehors du muscle, de la section longitudinale vers la section transversale, que l'électricité de la section transversale est négative par rapport à celle de la section longitudinale. La force électromotrice de ce courant musculaire peut dépasser $^1/_{20}$ de Daniell ; elle augmente avec la distance comprise entre l'électrode de la section longitudinale et celui de la section transversale ou artificielle ; elle est indépendante de la grandeur de la section transversale du muscle, ainsi un petit faisceau de quelques fibres musculaires arraché fraîchement avec une pince et mis rapidement en contact avec les électrodes, peut développer un courant de force à peu près égale. On peut augmenter notablement l'intensité du courant musculaire en donnant à la section transversale une direction inclinée par rapport à la direction des fibres : on établit ainsi une disposition en colonnettes, qui engendre des courants dits d'*inclinaison*.

Que l'on fixe les deux extrémités d'un couturier muni à l'une des extrémités d'une section thermique, de telle manière que le muscle soit tendu et que lors de son excitation il soit empêché de se raccourcir ; que l'on détermine le courant longitudinal-transversal du muscle et qu'on applique sur l'extrémité vivante des excitants électriques tétanisants ; alors on observera que la déviation de la boussole diminue notablement pendant la période de l'excitation

tétanique; le courant musculaire est donc notablement affaibli pendant cette période. Or cette diminution de courant musculaire, qui accompagne l'excitation, s'appelle la *variation négative*.

On peut prendre des dispositions telles que le courant dérivé du muscle ne circule à travers le circuit de la boussole que pendant une petite fraction de temps, et cela à un intervalle variable à volonté après le moment de l'excitation. Si on répète cette expérience où on utilise un dispositif désigné sous le nom de *rhéotome*, qu'on compense le courant de repos et qu'on emploie en outre comme moyen d'excitation un simple courant d'induction, alors on n'obtient aucune déviation du miroir de la boussole, si la dérivation du courant vers la boussole a été de courte durée et faite immédiatement après le passage du courant d'induction; si on augmente d'expérience en expérience l'intervalle de temps compris entre le moment de l'excitation et celui de la dérivation de courte durée vers la boussole, alors on obtient un moment où le miroir de la boussole commence justement à dévier légèrement dans le sens négatif; en augmentant de plus en plus cet intervalle, on voit que le degré de la déviation négative augmente d'abord et diminue ensuite.

On peut répéter aussi cette même expérience sur le couturier non altéré (non muni d'une section thermique), si on établit la communication vers la boussole entre deux points de la section longitudinale qui sont symétriques par rapport au milieu du muscle. Ici la boussole ne présente généralement aucune déviation pendant le repos du muscle et si une telle déviation existe on peut l'éliminer aisément par la compensation. Si l'on fait des expériences à l'aide du rhéotome, on voit que la première déviation de la boussole indique l'existence d'un courant qui se dirige dans le circuit, du point le plus éloigné de l'endroit d'excitation vers le point le plus rapproché; ces déviations augmentent d'abord, diminuent ensuite et se font enfin en sens opposé. Ces faits d'observation ne peuvent s'expliquer qu'en admettant que l'onde d'excitation rend le point de dérivation, en dessous duquel elle possède momentanément une plus grande intensité, électriquement négatif par rapport au point où existe une excitation d'intensité moindre. En combinant la distance dans l'espace des deux points de dérivation avec la différence de temps de leur variation négative, on peut calculer la vitesse de propagation de l'onde d'excitation. Ainsi on est arrivé à ce résultat que la modification de l'état électrique se propage à travers le muscle avec la même vitesse que la modification de l'état mécanique.

Connaissant la vitesse avec laquelle se propage la modification de l'état électrique à travers le muscle, on peut serrer de plus près la solution de la

question qui consiste à savoir s'il existe une période latente pour la modification de cet état. Si cette période latente existe, il faut que la variation négative d'un point de la section longitudinale, mise en communication avec la boussole, survienne plus tard qu'il ne serait indiqué par la vitesse de propagation de l'onde et par la distance comprise entre le point de dérivation et celui de l'excitation. Il a été démontré que cette période latente de la variation électrique, si elle existe, ne peut pas durer plus d'environ 0,001^e de seconde. Il paraît d'après cela que la modification de l'état électrique d'une section déterminée de la substance musculaire entrant en excitation, commence notablement plus tôt que celle de la modification mécanique. Mais en déterminant l'intervalle de temps compris entre le commencement de ces deux manifestations de l'excitation, il faut tenir compte de ce que la période latente électrique peut être constatée directement pour chaque section transversale du muscle, tandis que l'action mécanique du muscle ne peut jamais apparaître à l'extérieur qu'après l'évolution de déplacements internes du muscle. On peut démontrer, par exemple, que, pendant la période latente de la modification de longueur du muscle total, les parties musculaires entrées d'abord en excitation exercent une extension sur les autres parties du muscle, et que la modification de longueur du muscle total commence seulement lorsque les raccourcissements dépassent notablement les extensions; toujours est-il que la modification de l'état électrique d'un élément musculaire paraît commencer plus tôt que celle de la modification mécanique, comme aussi sa durée totale paraît être moindre. Néanmoins on ne peut plus soutenir cette règle, considérée comme importante pendant un certain temps, en vertu de laquelle la modification électrique dans un élément musculaire évoluait avant que la modification mécanique commence.

Du reste, on n'a pas besoin d'une boussole pour se convaincre de la présence de phénomènes électriques dans le muscle excité : si on stimule un muscle, par exemple le gastro-cnémien de la grenouille, par l'intermédiaire de son nerf, en prenant une disposition facilement réalisable telle qu'aucune fraction du courant d'induction employé ne diffuse sur le muscle, et qu'on applique le long de ce premier muscle, le nerf moteur d'un second muscle, on obtient par l'excitation du premier nerf, non seulement une contraction du premier muscle, mais encore une contraction du second muscle. C'est ce qu'on appelle la *contraction secondaire*. D'une manière analogue on obtient un *tétanos secondaire*, et l'apparition du phénomène alors que le premier muscle persiste dans un état tétanique apparemment uniforme, contribue à prouver que cette uniformité

n'est en réalité qu'apparente. Le tétanos secondaire ne se comprend qu'en admettant que les ondes d'excitation se propagent les unes après les autres dans le muscle tétanisé primairement, et que chacune de ces ondes est accompagnée d'une variation négative du courant musculaire. La secousse secondaire et le tétanos secondaire se présentent encore si l'on empêche, par une extension suffisante, que le muscle primaire se raccourcisse.

On peut aussi faire contracter le muscle par son propre courant : on enlève par une section nette une des extrémités du couturier de grenouille ; on saisit à l'aide d'une pince en ivoire le muscle par le tendon de son autre extrémité ; on approche prudemment la section transversale fraîche du muscle de la surface du liquide le plus indifférent qu'on puisse imaginer (solution de chlorure de sodium à 0,75 %) ; le muscle se contracte au moment où sa section vient en contact avec le liquide. Ce liquide ne peut avoir agi comme excitant sur la substance musculaire mise à nu par la section transversale ; il ne peut non plus être cause de la formation d'un courant liquide ; mais il a par son ascension capillaire établi une communication électrique entre la section longitudinale et la section transversale du muscle. Le courant longitudinal-transversal peut se développer à travers ce circuit liquide, et de là naît l'excitation. Cette expérience met en évidence une cause d'erreur qu'il est difficile d'éviter lorsqu'on étudie l'action excitante qu'exercent des substances chimiquement différentes sur la substance musculaire, à moins qu'on ne puisse faire agir ces substances sur le muscle sous forme de gaz ou de vapeur. Un excitant de la fibre musculaire effectivement de nature chimique nous est donné par l'ammoniaque. Des traces minimes répandues dans l'air provoquent des contractions du muscle, et il n'est pas nécessaire pour cela, semble-t-il, que la substance musculaire soit altérée.

Avant de terminer l'étude des propriétés de la substance musculaire vivante, il est important que nous donnions encore une preuve simple de l'*excitabilité directe de la substance musculaire*. Evidemment, dans le cours normal des choses, l'excitation du muscle lui est toujours transmise par son nerf. Dans le curare nous possédons un moyen de soustraire la substance musculaire à l'influence des nerfs ; mais la démonstration n'est pas si simple, et nous devons l'ajourner à plus tard. Au contraire, dans le muscle couturier de la grenouille on peut démontrer, à tout instant, à l'aide du microscope, que les fibres nerveuses intramusculaires ne s'étendent pas jusqu'aux extrémités tendineuses ; si l'on sectionne avec des ciseaux bien tranchants une extrémité musculaire où l'on peut démontrer l'absence de nerfs, on voit qu'une contraction se produit à l'instant même ; la section a donc excité directement la substance musculaire.

Dans les conditions normales le muscle des animaux à sang froid *survit* longtemps après la mort de l'ensemble de l'organisme. Un muscle isolé de grenouille, qu'on conserve dans un endroit frais et à l'abri de l'évaporation, peut encore être mis en état de contraction intense, même après huit jours. Le muscle des animaux à sang chaud peut encore se contracter, après une mort subite, pendant dix à vingt minutes. L'excitabilité de ce muscle persiste quelque peu plus longtemps si, avant de tuer l'animal, on l'avait refroidi artificiellement. Après que le muscle a perdu, en mourant, son excitabilité, il tombe dans un état particulier qu'on désigne sous le nom de *rigidité cadavérique*. La substance musculaire devient trouble et rigide ; le muscle isolé et non chargé se raccourcit à un très haut degré ; mais si on l'empêche de se raccourcir, il ne développe que très peu de tension. La rigidité survient momentanément si on injecte de l'eau distillée à travers les vaisseaux musculaires, ou bien si on élève la température du muscle au delà d'une certaine limite. Pour la grenouille cette limite de température est d'environ 42 à 43°, pour le mammifère de 45 à 50° (*rigidité de chaleur)*. La *rigidité des morts* est due à l'apparition de la rigidité cadavérique des muscles qui s'établit d'abord dans les muscles de la tête, puis dans ceux du tronc, ceux des membres supérieurs et enfin ceux des membres inférieurs. Elle se développe d'autant plus rapidement que la température est plus élevée et que les efforts musculaires qui ont précédé la mort, ont été plus intenses. Les muscles dont les nerfs ont été sectionnés tombent plus lentement en rigidité cadavérique que ceux qui restent réunis par les nerfs aux organes nerveux centraux. La rigidité cadavérique disparaît dans le même ordre où elle est apparue, après qu'elle a existé dans les conditions ordinaires pendant plusieurs heures. L'apparition de la rigidité des morts peut s'accompagner de mouvements d'une étendue et d'une force restreintes. Le muscle possède une réaction acide pendant la rigidité cadavérique (et la rigidité de chaleur). Le muscle abandonné à lui-même entre, après la disparition de la rigidité, en putréfaction et alors sa réaction devient alcaline.

Si on élève peu à peu la température d'un muscle de grenouille au-dessus de 30°, et qu'on mesure en même temps, à des intervalles réguliers, sa contractilité, on observe que le raccourcissement et le développement de tension diminuent à mesure que la température s'élève ; l'excitabilité disparaît entièrement avant que la rigidité de chaleur commence. Pendant cet intervalle la durée de la contraction et celle de la période latente diminuent également.

Si on refroidit peu à peu le muscle en dessous de 0°, sa contraction devient de moins en moins élevée, tandis que la durée de cette contraction, ainsi que celle

de la période latente, augmentent; enfin tout excitant reste sans effet. Si l'on chauffe de nouveau le muscle avant que l'excitabilité aît complétement disparu, alors le muscle récupère sûrement toutes ses propriétés antérieures. C'est ce qui arriverait encore lorsque le muscle aurait été mis complétement en rigidité de froid; mais il est difficile de le démontrer, et cette opinion n'a été soutenue que par deux auteurs, dont l'un déclare que le muscle dégelé se contracte encore mais entre très rapidement en rigidité cadavérique, même à une basse température.

On comprend qu'il est très difficile d'acquérir quelques notions sur la *structure chimique* de la substance musculaire vivante : l'observation microscopique indique que des substances possédant des états d'aggrégation différents et des pouvoirs de réfraction différents, c'est-à-dire des substances possédant probablement une composition chimique différente, participent à l'édification de la fibre musculaire. Des expériences, qui avaient pour but de séparer mécaniquement ces substances, ont échoué, d'abord par suite de la contraction maximale qui survient dans la fibre musculaire partout où elle est altérée et ensuite par l'effet de la rigidité cadavérique qui survient immédiatement après. Il semble toutefois qu'il est possible de congéler peu à peu d'une manière complète les muscles dans des réservoirs suffisamment refroidis, et de les triturer avec des appareils refroidis au même degré, sans que la substance musculaire subisse une modification chimique. La neige musculaire obtenue ainsi se présente, lorsqu'on la réchauffe, sous forme d'une pâte assez fluide à la température de — 3°; lorsqu'on l'abandonne à elle même à la température ordinaire, elle se coagule lentement en un gâteau solide, ce qu'elle fait immédiatement lorsqu'elle est portée à la température du corps. En même temps elle abandonne un liquide clair, le *sérum musculaire*. Le gâteau prend au bout d'un certain temps une réaction acide.

La substance liquide qui apparaît dans la pâte par le dégel de la neige musculaire, peut être séparée encore plus facilement des éléments non dissous, en diluant par trituration 100 parties de neige musculaire avec 1 partie de chlorure de sodium. On obtient ainsi le *plasma musculaire* avec 1 °/₀ de chlorure sodium. Si on le filtre, on obtient un filtrat neutre qui se coagule aussi, quoique d'une manière plus lente et en formant un coagulat moins solide. La substance qui se sépare ainsi par la coagulation, s'appelle la *myosine*. La coagulation du plasma musculaire à la température ordinaire présente beaucoup d'analogie avec la coagulation sanguine, dont nous traiterons plus loin en détail.

Outre la substance qui forme la myosine, il existe encore, dissoutes dans le

plasma musculaire, différentes autres substances albuminoïdes; on peut séparer la myosine de ces dernières en versant goutte par goutte le plasma musculaire dans de l'eau distillée où elle se précipite sous forme de flocons. La myosine est insoluble dans l'eau et l'alcool, facilement soluble dans une solution de chlorure de sodium de 5 à 10 %, d'où on peut la reprécipiter de nouveau, sans modifier ses propriétés, à l'aide de la poudre de chlorure de sodium. Les solutions étendues de potasse, de soude, d'acide chlorhydrique dissolvent la myosine en la transformant en un albuminate alcalin ou en un acide-albumine. Cette dernière s'appelle *syntonine*, substance qu'on obtient également en traitant d'autres substances albumineuses par de l'acide chlorhydrique étendu; mais la transformation de myosine en syntonine se fait d'une façon exceptionnellement facile. Si l'on fait bouillir, soit une solution de myosine, soit ses flocons dilués dans un peu d'eau, elle devient encore plus compacte, elle ne présente plus alors que les propriétés communes à toutes les substances albuminoïdes coagulées par ébullition en présence de l'eau. La myosine, comme la fibrine du sang, possède la propriété de réduire le peroxyde d'hydrogène; mais une différence remarquable entre ces deux substances consiste en ce que la myosine devient compacte dans une solution de carbonate de potassium, tandis que la fibrine s'y dissout. Le sérum musculaire, qui reste dissous dans l'eau distillée lorsqu'on y verse goutte par goutte du plasma musculaire, dont on a précipité ainsi la myosine, possède d'abord une réaction neutre qui devient rapidement acide. Si l'on chauffe cette solution, en même temps qu'on neutralise l'acide à mesure qu'il se forme, on détermine la coagulation d'une substance albuminoïde, qu'on désigne sous le nom de *musculine*; cette coagulation de la musculine survient à 45° lorsque le sérum musculaire dérive de muscles de grenouille, et entre 50 à 55°, lorsqu'il dérive de muscles d'animaux à sang chaud. La température où la musculine se précipite, est indépendante de la réaction du liquide; la musculine est insoluble dans les solutions salines. En outre, le sérum musculaire renferme de l'albuminate alcalin, dont la température de coagulation, en solution neutre, est plus élevée que celle de la musculine, mais s'abaisse à mesure que l'acidité de la solution augmente. La troisième espèce de substance albuminoïde qui se trouve dans le sérum musculaire, dépasse en quantité les deux premières. Elle dérive en partie de tissus accessoires du muscle et n'est pas distincte de l'albumine du sérum sanguin. Le plasma musculaire des fibres musculaires vivantes est probablement dans un état liquide et tient en suspension les éléments biréfringents. Les disdiaclastes se trouvent probablement sous forme d'agrégats solides et leur substance paraît être de nature albuminoïde.

De l'albumine non dissoute est renfermée en outre dans les noyaux et dans les granulations du protoplasme non différencié. La coloration rouge plus ou moins intense du muscle ne provient pas seulement du sang renfermé dans ses vaisseaux. Une matière colorante rouge identique avec l'hémoglobine des globules rouges est dissoute dans le contenu de la fibre musculaire. D'après la quantité plus ou moins grande de cette matière colorante, on distingue des muscles dénommés blancs ou rouges. Parallèlement aux différences de coloration se présentent des différences dans le processus de la contraction. L'évolution de la secousse chez les fibres musculaires blanches est généralement plus rapide et se fait à un plus haut degré que chez les fibres rouges, tandis que ces dernières sont à même de développer une plus forte tension. Ces différences toutefois ne sont pas liées irrévocablement à la couleur; de fines différences de structure, qu'on n'a pas encore pu bien déterminer, semblent, à ce point de vue, posséder une influence bien plus grande.

Dans toute substance musculaire on peut isoler du glycogène, qui paraît être identique avec le glycogène du foie. La quantité du glycogène qu'on peut retirer des différents muscles, varie dans une très large mesure. Chez les animaux en inanition il disparaît complétement des muscles qui sont en activité, tandis que dans les muscles qui observent un repos absolu, tels, par exemple, les muscles thoraciques du poulet, il persiste plus longtemps que dans le foie. Dans un même muscle il diminue en quantité à mesure que s'accroît le temps qui s'écoule depuis le moment où ce muscle est retiré de l'organisme jusqu'au moment où commence l'extraction chimique. Parallèment à la diminution de la quantité de glycogène, il se fait une augmentation de la réaction acide. Ce processus évolue le plus rapidement si on met le muscle en rigidité de chaleur; la réaction acide du muscle repose sur la formation d'acide lactique. Celui-ci paraît ne pas dériver directement du glycogène; une espèce de sucre très voisine du sucre de raisin ou identique avec ce dernier semble apparaître comme produit intermédiaire; c'est ce qui semble résulter du fait qu'on a pu isoler, quoique en petite quantité, un tel sucre pendant le temps où s'établit la réaction acide, et ensuite de cet autre fait qu'on a réussi à isoler du muscle un ferment saccharifiant. Ce ferment serait très sensible à un léger excès d'acide ou d'alcali et exercerait seulement son action dans un liquide complètement neutre.

Dans le muscle cardiaque il existe encore un second composé de carbone appartenant à la série aromatique, l'inosite ou le benzol hexahydroxylé, qui possède un goût sucré et qui peut également subir la fermentation lactique. Le muscle cardiaque, continuellement en activité, est le seul muscle dont la

substance, même quand elle jouit pleinement de ses fonctions, présente toujours une réaction acide. Le contenu en sucre des muscles du squelette, augmente à mesure que la rigidité progresse. Le contenu en glycogène diminue dans le même sens. La quantité maximale de sucre est obtenue lorsqu'on ne peut plus retirer du glycogène ; plus tard le contenu en sucre diminue également tandis que la réaction acide devient encore plus marquée. La quantité d'acide lactique, qui se forme par la rigidité, correspond approximativement au contenu initial du muscle en glycogène. Les muscles des animaux en inanition qui sont dépourvus de glycogène, ne deviennent pas acides par la rigidité. Le muscle qui meurt forme de l'acide carbonique, ce qu'il fait le plus et le plus rapidement si on le met en rigidité de chaleur ; la formation d'acide carbonique, de même que dans le muscle en activité, ne dépend pas de la présence de l'oxygène libre. La même observation s'applique à la formation de sucre et d'acide lactique dans le muscle qui tombe en rigidité.

Comme produits de décomposition azotés de l'albumine on trouve dans les muscles de tous les animaux, de la créatine. On peut encore mettre en doute s'il se forme de l'urée dans les muscles des animaux supérieurs ; au point de vue de la quantité elle joue un faible rôle. Les muscles de quelques espèces de poissons, tels que les torpilles et les requins, possèdent de grandes quantités d'urée. Il est douteux s'il préexiste dans le muscle de l'acide urique, de l'hypoxanthine, de la xanthine et autres produits intermédiaires qu'on a retirés de la viande. L'origine des produits azotés de l'albumine peut être double dans le muscle : ou bien ils dériveraient de l'albumine musculaire proprement dite dont la décomposition, tout en ne fournissant pas de travail, ne fait toutefois pas complètement défaut, ou bien de l'albumine de la nutrition, dont la décomposition doit, chez les carnivores, couvrir le besoin de glycogène des muscles en activité.

Nous ne possédons aucune preuve directe qui démontre la présence d'une graisse comme telle à l'intérieur des fibres musculaires normales ; le contenu de telles fibres ne présente pas la réaction connue avec l'acide osmique. Toutefois comme des granulations présentant cette réaction apparaissent déjà régulièrement lorsque existent des troubles légers de la nutrition ou de la fonction, il en semble résulter que la graisse, sous quelque forme de combinaison, préexiste également dans la substance musculaire normale. Vu le grand rôle, que joue la graisse dans la nutrition générale, on sera tenté aussi d'attribuer l'activité musculaire, au moins en partie, à la consommation de graisse. On est confirmé dans cette idée par le fait que, chez les animaux en inanition, les muscles

dépourvus de glycogène sont encore à même de fournir une quantité considérable de travail.

Les parties minérales de la substance musculaire présentent ceci de caractéristique qu'elles ne renferment presque pas de sodium ou de chlore et que la plus grande partie des cendres, qui constituent 1 jusqu'à 1,5 % du muscle frais, est formée par du phosphate acide de potassium. Au point de vue de la quantité, c'est l'eau qui occupe parmi les parties constituantes du muscle la première place ; le contenu en eau ne varie pas seulement beaucoup chez les différentes espèces animales (85 % chez l'écrevisse, jusqu'à 70 % chez le moineau), mais encore il diffère dans les divers groupes de muscles d'un même animal (chez le lapin les muscles du dos renferment en moyenne 75,1 %, les muscles blancs de la jambe 76,5 %). Le cœur paraît renfermer toujours la plus grande quantité d'eau. On peut aussi par l'expérience faire facilement varier le contenu en eau des muscles. Si on lave les vaisseaux d'une patte de grenouille avec une solution de chlorure de sodium (à un peu plus de 0,60 %), les fibres musculaires s'appauvrissent en eau ; si la solution est quelque peu plus diluée, elles se gonflent en absorbant de l'eau. La fibre musculaire sèche est plus excitable et plus active, on peut obtenir des modifications analogues à l'aide de petites quantités de substances toxiques. Si on injecte dans les vaisseaux de l'eau distillée, le muscle devient aussitôt rigide.

Les *fibres musculaires lisses* sont des éléments fusiformes, sans membrane, formés par une substance d'ordinaire homogène, et qui, sous certains traitements, présentent une striation longitudinale. Elles possèdent une longueur de 35 à 230 μ et une largeur de 4 à 10 μ ; elles renferment chacune un noyau en forme de bâtonnet, qui contient un à deux nucléoles réfringents. Autour du noyau se trouve un mince liséré de protoplasme granuleux, d'où peuvent partir aussi des filaments longitudinaux qui s'étendent à travers la cellule. En ce qui concerne l'activité nutritive et formative de la cellule elle-même, c'est le noyau, avec le reste de protoplasme non différencié, qui doit être pris en considération, tandis que, pour les fonctions au service de l'organisme total, c'est le reste de la substance. Les fibres musculaires lisses forment seulement des masses compactes, dans un petit nombre d'organes du corps, tel que, par exemple, l'utérus. Fréquemment elles se trouvent dispersées dans le tissu interstitiel (rate, reins) ; ou elles forment des minces couches cylindriques, ainsi dans les vaisseaux, l'intestin et l'uretère ; ou bien elles prennent une forme en plaque, ainsi dans l'iris. Les fibres musculaires lisses passent de l'état de repos à celui d'excitation, et inversement, d'une manière beaucoup plus lente que les fibres

striées. Au reste l'état d'excitation se caractérise également par un raccourcissement. Les fibres musculaires striées entrent normalement en activité seulement sous l'influence d'une excitation qui leur est amenée par la voie des nerfs; au contraire, l'état d'activité des fibres musculaires lisses se modifie fréquemment sous l'influence directe des conditions physiques et chimiques (température, accumulation d'acide carbonique, influence de la lumière). Tandis que dans le muscle strié l'excitation reste exactement limitée aux fibres auxquelles elle a été communiquée par les fibres nerveuses correspondantes, l'excitation paraît, dans des formations telles que l'uretère qui sont constituées par des fibres lisses juxtaposées intimement, se propager de fibre en fibre à travers toute la longueur de la couche musculaire continue. Les muscles striés sont soumis à l'influence de la volonté, les tissus contractiles à fibres lisses y sont soustraits.

Il y a des fibres musculaires qui par leur degré de différenciation, ainsi que par leurs propriétés morphologiques et fonctionnelles, occupent une place intermédiaire entre les fibres lisses proprement dites et les fibres striées proprement dites : à cette catégorie appartiennent les fibres du muscle cardiaque, qui est formé par des éléments ramifiés sans membrane et avec un noyau. Leur substance est striée transversalement. L'excitation de chaque fibre se communique à la fibre avec laquelle elle est en contact immédiat par sa section transversale. Ces fibres sont soustraites à l'influence de la volonté; les modifications de leur manière d'être surviennent plus lentement que celles des fibres musculaires striées proprement dites, et plus rapidement que celle des fibres musculaires lisses. Elles ont une tendance à manifester leur activité d'une manière rhythmique.

On attribue à la substance musculaire lisse une réaction chimique neutre ou faiblement alcaline. Il n'est pas aussi facile de démontrer chez elles l'apparition de la réaction acide par le travail ou par la mort. Elle paraît renfermer de la myosine, de la musculine et de l'albuminate alcalin. La fibre musculaire lisse semble posséder également des éléments biréfringents. L'hémoglobine peut y exister, comme par exemple dans les fibres musculaires lisses du rectum chez l'homme; mais elle ne paraît pas constituer une partie essentielle. On a démontré la présence du glycogène dans la couche musculaire de l'estomac du porc. On y a trouvé également la créatine. Le contenu des muscles organiques en graisse, en eau, en cendres et en gaz n'est pas encore connu exactement. En ce qui concerne les parties minérales, on a indiqué que les combinaisons sodiques prédominent sur les combinaisons potassiques.

Aux phénomènes de mouvement présentés par les fibres musculaires il nous faut joindre ceux des corpuscules blancs du sang, des épithéliums vibratiles et des spermatozoïdes.

Les *globules blancs du sang* constituent de petites masses de protoplasme granuleux, sans membrane, et possédant un noyau ; les mouvements, qu'on peut observer sur le porte-objet chauffé à la température du corps, consistent à émettre et à retirer des prolongements à extrémité arrondie, dont d'ordinaire plusieurs sont insérés sur une base commune plus large. Tandis qu'une partie du contour émet des prolongements, le reste se tient d'ordinaire en repos. Les prolongements émis peuvent adhérer à des éléments étrangers, de sorte que, lors de la rétraction des prolongements, le reste du corps cellulaire est attiré vers ceux-là : de cette manière surviennent des déplacements dans l'espace. D'autre part les particules solides qui restent adhérentes aux prolongements, sont attirées dans la substance du corps cellulaire. L'absorption de telles particules peut encore se faire lorsque la substance cellulaire afflue autour d'elles. Le mouvement est le plus vif à la température du corps et dans des liquides faiblement alcalins, ayant la concentration des liquides du corps ; des influences nuisibles, telles que la pression, une concentration anormale, l'acidité ou l'alcalinité, des courants électriques déterminent d'abord la contraction en forme de boule ; si l'altération n'a pas été profonde, la mobilité normale peut revenir au retour des conditions normales.

Les éléments mobiles des *épithéliums vibratiles* sont les cils qui existent chez l'homme au nombre de 10 à 20 sur chacune des cellules ; chacun des cils possède une épaisseur qu'on peut à peine mesurer et une longueur d'environ 3 μ ; il paraît complètement homogène, lisse, incolore, d'une réfringence assez forte (biréfringence avec un axe positif). Les cellules portant des cils sont des cellules épithéliales avec liquide cellulaire abondant, mais dont le protoplasme ne paraît pas être en rapport immédiat avec les cils. Toutefois il n'existe pas de séparation par une membrane cellulaire. Là où les cellules à cils possèdent une membrane, cette dernière est percée par les cils ; puis les cils paraissent être réunis les uns aux autres à leur base par une couche spéciale d'une substance hyaline. On trouve chez l'homme un épithélium vibratile aux régions suivantes : la muqueuse de la cavité nasale (à l'exception de la région inférieure et de la région olfactive), les voies lacrymales, la partie supérieure du pharynx, les trompes d'Eustache, la cavité du tympan, le larynx (à l'exception des cordes vocales), la trachée et les bronches jusqu'aux alvéoles, les oviductes, les canaux efférents du testicule, les cavités cérébrales, et aussi, pendant le jeune âge, le canal central de la moelle épinière.

On observe le plus facilement le mouvement vibratile sur la muqueuse pharyngienne de la grenouille : si on dépose sur cette dernière, restée dans sa position naturelle, de la poudre de charbon, on voit que la poudre se meut avec une vitesse relativement grande vers l'entrée du pharynx. Si on place dans de l'eau un morceau de muqueuse repliée, qu'on le place sous le microscope et qu'on observe le bord du repli, on voit que des parties solides (corpuscules sanguins, particules de charbon) sont mises en mouvement rapide le long de ce bord ; il est difficile de distinguer sur une préparation toute fraiche la cause du mouvement. Celui-ci devient peu à peu plus lent, et alors on voit onduler les bords comme un champ de blé mu par le vent. A l'extrémité de la préparation on trouvera des cellules isolées dont les cils se meuvent encore plus lentement, de sorte que le mode de mouvement de chacun des cils peut être poursuivi. Chaque cil oscille à la manière du pendule, plus rapidement dans une direction, celle du courant des granulations en contact avec le surface, plus lentement dans le sens inverse ; la courbure la plus forte existe à la base des cils.

Le mouvement ciliaire de chaque cellule d'un épithélium vibratile n'est pas indépendant du mouvement des cellules vibratiles voisines. C'est ce qui ressort de l'expérience suivante : si l'on examine la muqueuse pharyngienne de grenouille, saupoudrée de poussière de charbon, et qu'on la tue en un point par une brûlure tout à fait superficielle, on observe que le mouvement s'arrête non seulement dans le voisinage immédiat du point directement altéré, mais aussi sur une étendue triangulaire dont le sommet se trouve au point brûlé et la base à l'entrée du pharynx.

Le mouvement ciliaire a pour résultat dans l'organisme, le transport de particules solides et de mucus dans une direction déterminée ; le mouvement des cils de chacun des épithéliums vibratiles se fait donc dans un sens bien déterminé ; ainsi, dans les voies respiratoires, il se fait dans la direction de leur ouverture extérieure ; dans les oviductes vers l'utérus ; dans l'utérus vers les oviductes, etc. La quantité de travail que le mouvement ciliaire est à même de fournir, ressort d'expériences instituées sur la muqueuse pharyngienne de grenouille : on y a obtenu dans les conditions les plus avantageuses presque 7 grammillimètres de travail par centimètre carré et par minute.

La progression rapide qu'exécutent les *spermatozoïdes*, la tête en avant, est due à des mouvements ondulatoires qui se propagent à travers leur queue Cette dernière se comporte comme les longs cils d'organismes inférieurs.

La vivacité du mouvement de tous les cils vibratiles dépend à un haut degré de la température et de la composition chimique du liquide. Une réaction

faiblement alcaline lui est surtout favorable ; une réaction un peu plus alcaline ou une réaction acide augmentent d'abord, il est vrai, leur mobilité, mais celle-ci disparaît alors très rapidement, spécialement sous l'influence des acides, et réapparaît dans un liquide neutre. Les muqueuses des animaux à sang chaud présentent seulement le mouvement vibratile dans les limites étroites d'une température voisine de celle du corps ; les spermatozoïdes supportent un abaissement plus considérable de la température.

Les mouvements protoplasmatiques, ceux des globules blancs, des cils vibratiles et des spermatozoïdes, de même que le mouvement des muscles, ne sont pas liés à la présence d'oxygène libre ; ils se font également pendant un certain temps dans une atmosphère dépourvue d'oxygène ; mais ils se paralysent alors plus rapidement que si l'on donne accès à l'oxygène.

CHAPITRE II.

LES MOUVEMENTS DU CORPS.

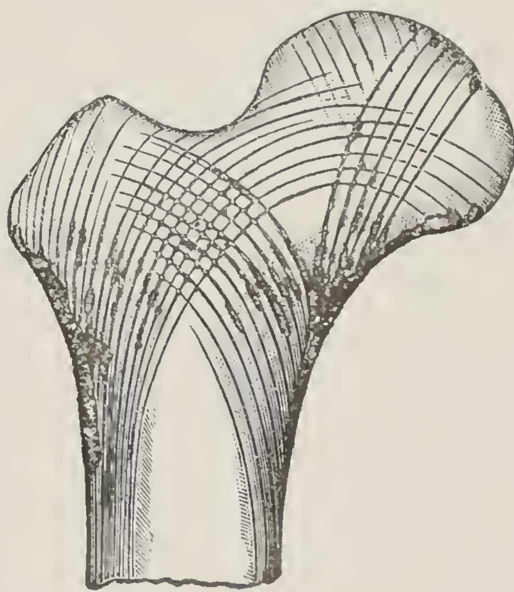
La charpente osseuse, avec ses liaisons articulaires, constitue l'appareil à l'aide duquel les modifications des muscles striés, tendus autour de lui, apparaissent sous forme de travail. Il y a d'abord à considérer ici comment la juxtaposition de fibres musculaires forme les unités musculaires anatomiques ; c'est ce qu'elle peut faire de la manière suivante : le muscle dans sa totalité possède une grande longueur avec un petit diamètre, et l'axe longitudinal de chacune des fibres musculaires est parallèle à celui du muscle total ; c'est le cas, par exemple, pour le couturier. Un tel muscle est à même de subir un grand raccourcissement, mais il ne pourra soulever qu'un petit poids. Si on se représente un tel muscle composé de fibres s'étendant de l'une à l'autre extrémité, on voit directement que le degré de raccourcissement dépend de la longueur des fibres, tandis que la grandeur du poids qui peut être soulevé dépend du nombre des fibres musculaires, autrement dit, de l'aire de la section transversale du muscle. Le poids que le muscle, mis en excitation maximale, peut justement encore soulever du plan de soutien, divisé par la section du

muscle, constitue la force absolue du muscle ; celle-ci dépend de la nature de la substance musculaire et varie chez les différentes espèces d'animaux. Chez l'homme on l'estime à huit kilogrammes par centimètre carré de la section musculaire. La direction des fibres n'est généralement point parallèle à l'axe longitudinal du muscle ; fréquemment elle s'en écarte même à un haut degré, de sorte qu'il est impossible de juger, par la longueur et la section d'un muscle, du degré de raccourcissement et de tension qu'il est capable de développer ; pour juger de ces modifications il faut tenir compte, non de la grandeur de la section perpendiculaire à l'axe longitudinal du muscle (section anatomique), mais de la grandeur de la section perpendiculaire à la direction des fibres (section physiologique). Ce qui est réalisé très fréquemment, c'est qu'une extrémité tendineuse pénètre profondément dans le ventre du muscle, et que de là les fibres musculaires rayonnent obliquement en différents sens, tantôt vers des cordons arrondis, tantôt vers des cordons aplatis (aponévrotiques), tantôt aussi vers des insertions musculaires, étendues en surface, qui se font directement aux os. De tels muscles s'appellent penniformes.

La fixation solide des fibres musculaires aux tendons et aux os est établie par l'enchevêtrement des extrémités de la gaîne sarcolemmatique avec des fibres conjonctives et par la pénétration de ces dernières entre les extrémités des fibres musculaires. Si la distance, comprise entre les deux insertions opposées du muscle et mesurée dans la direction des axes des fibres musculaires, dépasse 14 centimètres, on peut admettre avec certitude que les fibres musculaires isolées ne s'étendent pas d'une insertion à l'autre, mais qu'il y a à l'intérieur de ces muscles des fibres qui se terminent isolément en pointe. Dans les muscles longs, tels que le muscle couturier de l'homme, il existe un grand nombre de fibres musculaires, dont les deux extrémités demeurent dans la substance même du muscle. Les fibres musculaires, qui ont ces terminaisons intra-musculaires, agissent sur les tendons terminaux à l'aide des cloisons conjonctives qui séparent les fibres.

On peut considérer généralement les os, par rapport aux forces qui agissent dans les mouvements du corps, comme des organes inflexibles. Une seule exception, digne de mention, est fournie par les côtes qui subissent, lors des mouvements respiratoires du thorax, des flexions et des torsions autour de leur axe longitudinal. La structure de chacun des os présente une adaptation remarquable au principe qui exige en même temps la plus grande légèreté et la plus grande solidité : la substance osseuse compacte est plus solide, plus dense et plus lourde ; la moelle osseuse est molle ; mais, étant riche en graisse,

elle est légère en même temps. Pour les corps solides qui doivent subir de la pression ou de l'extension dans une certaine direction, on peut déterminer, à l'aide de la mécanique analytique, les surfaces le long desquelles le travail à supporter est au maximum; aussi le technicien, lorsqu'il doit exécuter une construction qui présente la plus grande solidité en même temps que la plus grande légèreté, dispose les masses solides et lourdes le long de ces surfaces. On peut démontrer que les os sont construits d'après le même principe; on peut en faire la preuve pour tous les os, mais elle saute surtout aux yeux pour l'os fémoral. Celui-ci appartient à la catégorie des os qu'on appelle longs; la substance compacte forme le long de sa partie moyenne, qui est de loin la plus notable, un tuyau épais et solide qui est rempli de moelle osseuse; à son extrémité supérieure, où les conditions qu'exige la solidité deviennent beaucoup plus compliquées (à cause de l'inclinaison de l'axe longitudinal), la substance compacte du tuyau se résout, comme on peut s'en convaindre sur une section longitudinale, en un système de lamelles ayant une direction bien déterminée. Le dessin ci-joint (fig. 12) représente ce système de lamelles qui correspond exactement aux surfaces de plus grande pression et traction, telles que les indique la mécanique analytique en tenant compte du rapport réel des charges que l'extrémité osseuse doit subir dans l'organisme. Il est très remarquable d'observer que de tels systèmes de lamelles de substance osseuse spongieuse subissent des modifications notables, lorsque les exigences posées aux os subissent des modifications par suite de conditions pathologiques, telles par exemple les raideurs articulaires ou les amputations.



12.
Coupe longitudinale à travers l'extrémité supérieure du fémur.

Les os se réunissent en charpente osseuse formant des articulations et des synchondroses, où il est tenu compte du degré nécessaire de mobilité comme aussi du degré nécessaire de solidité.

Les *synchondroses* consistent en ce que les surfaces de deux os voisins qui se regardent, sont unies ensemble par une couche de cartilage fibrillaire; c'est de cette manière que les corps des vertèbres sont réunis par les disques intervertébraux. Le cartilage fibrillaire des disques intervertébraux est élastique et turgescent. La quantité de liquide qu'ils renferment peut diminuer sous

l'influence d'une pression continue, et ainsi leur volume peut devenir moindre. Les mesures de taille faites le soir donnent une longueur sensiblement moindre que celles faites le matin après le repos de la nuit. La mobilité que possède chaque corps de vertèbre par rapport à son voisin, est d'autant plus grande que la hauteur du disque intervertébral est plus grande et que son diamètre transversal est plus petit. Assurément cette mobilité est faible pour chaque élément vertébral ; mais l'addition de la mobilité de chacun de ces éléments permet à la colonne vertébrale d'exécuter des flexions et des torsions considérables. Sous l'influence des flexions il arrive toujours qu'une partie du disque vertébral est étirée, tandis que l'autre est comprimée. La mobilité de la colonne vertébrale varie d'ailleurs dans les différentes régions. A la région cervicale, elle possède une flexion dans tous les sens et une rotation notable. A la région thoracique, la flexion antérieure et postérieure manque presque complètement ; les flexions latérales et les torsions sont faibles. A la région lombaire existe de nouveau à un plus haut degré la flexion dans tous les sens, spécialement la flexion droite et gauche, tandis qu'ici la torsion fait défaut. Ces diverses particularités s'interprètent, en partie par la considération du diamètre des disques intervertébraux (petit diamètre transversal dans la region du cou, hauteur notable dans la région lombaire, hauteur minime et grande largeur dans la région thoracique) ; en partie, pour les comprendre, il faut tenir compte de la disposition relative des arcs vertébraux et de leurs apophyses obliques : les surfaces articulaires des apophyses obliques sont sagittales à la région lombaire de la colonne vertébrale et empêchent ainsi la torsion ; à la région thoracique de la colonne vertébrale, la flexion antérieure et postérieure se trouve empêchée par la disposition frontale des surfaces articulaires des apophyses obliques.

L'*union articulaire* des os ne se fait pas à l'aide d'une soudure des surfaces osseuses voisines ; au contraire, les os se terminent librement à l'intérieur de l'articulation par des surfaces recouvertes de cartilage ; des membranes conjonctives, fermées de toutes parts et délimitant l'intérieur des articulations, se dirigent d'un os à l'autre en partant des bords des surfaces cartilagineuses ; ce sont là les membranes capsulaires des articulations, qui renferment parfois dans différentes directions des cordons spéciaux, fortement épaissis, qu'on appelle les ligaments accessoires. Il n'existe pas de cavité articulaire proprement dite ; pour autant que les extrémités articulaires des os ne se recouvrent pas exactement, la membrane capsulaire se bombe vers l'intérieur sous l'influence de la pression extérieure et occupe les espaces variables entre les extrémités osseuses. Une part spéciale revient ici à des excroissances conjonctives, riches en

vaisseaux et revêtues d'un épithélium, qui partent de la membrane capsulaire revêtue également d'un épithélium, et qui sont désignées sous le nom de villosités synoviales. Le produit de secrétion des villosités synoviales, ou la synovie, constitue un liquide incolore, transparent, visqueux et filant; il recouvre en couche mince toutes les surfaces articulaires qui se touchent et il les conserve en état de lubréfaction.

L'étendue du contact, qui existe entre les deux surfaces articulaires des os, varie pour les différentes espèces d'articulations; le contact le plus parfait se présente, et se conserve dans les positions les plus variées, chez les articulations, dont une surface représente une partie d'un corps de rotation, tandis que l'autre surface représente le moule de la première. Dans ce cas les deux surfaces peuvent, sans offrir de la déhiscence, se déplacer dans toutes les directions autour de l'axe de rotation qui a servi à former ce corps de rotation. Une sphère prend naissance par rotation d'un cercle disposé d'une manière quelconque dans l'espace et qui tourne autour de n'importe lequel de ses diamètres. Une section sphérique convexe et une section sphérique concave du même diamètre peuvent glisser l'une sur l'autre, lors de la rotation autour de tout axe qui passe par le point central. On rencontre donc la plus grande liberté dans le mode de mouvement des articulations dites *sphériques ou arthrodies* telles les articulations coxo-fémorale et scapulo-humérale. Afin d'être à même de décrire facilement la grande variété de mouvements que présentent de telles articulations, on se représente chaque rotation réellement exécutée comme produite par trois rotations successives autour de trois axes, choisis arbitrairement et perpendiculaires deux à deux. Ces axes passent par le point central de la sphère à laquelle appartient la zone sphérique qui représente la surface articulaire, et chaque axe modifie, lors de sa rotation autour de l'un des deux autres, sa direction dans l'espace. La rotation que présente l'articulation coxo-fémorale autour de l'axe dirigé sagittalement dans la position la plus ordinaire de la jambe, s'appelle abduction latérale, adduction médiane; la rotation autour d'un axe, dirigé transversalement pour la même position de la jambe, s'appelle flexion lorsqu'elle se fait en avant, extension lorsqu'elle se fait en arrière; le troisième axe se confond avec l'axe longitudinal de la cuisse et le mouvement autour de cet axe s'appelle simplement rotation. Si la cuisse est soulevée dans le plan horizontal et si par conséquent l'articulation se trouve dans la position de la flexion, l'axe autour duquel se fait l'abduction et l'adduction n'est plus sagittal, mais vertical; autour de l'axe qui est devenu maintenant sagittal, s'exécute la rotation, et ainsi de suite.

Un mode de mouvement, qui est de loin plus simple, se présente pour les articulations où deux surfaces cylindriques glissent l'une sur l'autre ; une partie d'une section cylindrique reste en contact continu avec son moule seulement lorsqu'il tourne autour de l'axe du cylindre lui-même. Les articulations qui présentent une telle forme de surfaces articulaires, s'appellent articulations à charnière ou ginglymes ; l'articulation du coude représente un type de cette espèce. Les arthrodies et les ginglymes sont désignées sous le nom commun d'articulations à glissement.

Outre le mode de mouvement il y a lieu, si l'on veut juger les articulations, de tenir encore compte de l'étendue du mouvement ; pour les articulations à charnière il suffit, pour indiquer cette étendue, de signaler la grandeur de l'angle, puisque la rotation ne peut se faire qu'autour d'un seul axe. Pour les arthrodies l'étendue du mouvement est indiquée en partie par la calotte d'un cône dont le sommet se trouve au centre de la sphère et dont l'angle d'ouverture varie dans les différentes sections axiales ; dans la limite de la surface de ce cône, l'axe de l'os long qui fait partie de l'articulation, peut prendre n'importe quelle position. Mais pour chacune des positions il faudrait indiquer en outre la grandeur de l'angle de la plus grande rotation possible. L'étendue du mouvement des articulations à glissement n'est pas déterminée par la forme de l'articulation, mais plutôt par des obstacles extérieurs qui surviennent soit lorsque les surfaces articulaires vont buter contre des éminences osseuses ou bien lorsque les ligaments accessoires des membranes capsulaires se trouvent tendus à l'extrême.

Des articulations, dont les surfaces articulaires, en glissant imparfaitement les unes sur les autres, rendent possible la rotation autour de deux axes perpendiculaires l'un sur l'autre, constituent l'articulation en selle et l'articulation ovalaire.

Le siége d'une selle est concave dans sa surface dirigée suivant l'axe longitudinal du cheval et convexe dans la direction transversale. Au contraire, le siége du cavalier est convexe dans l'axe longitudinal du cheval et concave dans l'axe transversal. Le cavalier peut, sans cesser de rester en contact avec la selle, glisser plus ou moins du côté droit ou du côté gauche du cheval (rotation autour de l'axe longitudinal du cheval), ou il peut pencher la partie supérieure du corps en arrière et les jambes en avant (rotation autour de l'axe transversal). Ces deux mouvements peuvent même, jusqu'à un certain degré, être combinés ; la rotation du cavalier, considéré comme une pièce rigide, autour de son propre axe longitudinal est exclue. C'est de cette manière que le premier os métacarpien est à cheval sur le trapèze.

Une articulation ovalaire est réalisée dans l'articulation entre le radius et les os du poignet. On peut se représenter ces surfaces articulaires comme formées par un segment d'un corps de révolution qui a pris naissance par le mouvement d'une ellipse autour de son axe longitudinal, segment qui a été obtenu par une section portée parallèlement à l'axe de rotation. Les surfaces articulaires peuvent tourner autour de cet axe (flexion et extension de la main) et glisser alors les unes sur les autres sans présenter de déhiscence ; si elles tournent autour d'un axe perpendiculaire au premier, par conséquent parallèle à la surface de section (adduction et abduction), alors le glissement est imparfait quoique l'écart soit peu considérable. Il est impossible qu'elles tournent autour d'un axe perpendiculaire aux deux précédents ; la rotation est donc exclue. Le premier axe, celui qui permet le mouvement le plus étendu, possède dans l'articulation de la main une direction radio-cubitale.

Tandis qu'on peut encore considérer les articulations en selle et les articulations en ovale comme des articulations à glissement, il existe une catégorie d'articulations dont les surfaces ne sont jamais, même approximativement, en contact complet sur une étendue mesurable. Ces surfaces se touchent plutôt en un point ou le long d'une ligne. Le mouvement de telles surfaces articulaires peut être comparé plutôt à un roulement qu'à un glissement. On les appelle les articulations de contact ou à roulement ; l'articulation du genou nous en présente un exemple important. Les espaces béants, qui existent entre les surfaces articulaires, et qui ont une grandeur et une position variables dans les positions différentes de l'articulation, sont remplis seulement en partie par des plis de la capsule articulaire ; les plis synoviaux renferment plutôt des



13.

Spirale conchoïde de la section du fémur à l'articulation du genou.

masses possédant le degré nécessaire de mollesse pour s'adapter aux modifications de forme que présente le restant de l'espace compris entre les

surfaces articulaires. De telles masses flexibles sont représentées dans l'articulation du genou, en partie par les fibro-cartilages sémilunaires, en partie par les coussins graisseux des plis synoviaux. Le mode de mouvement de l'articulation du genou est réglé, d'abord par la forme articulaire et en outre par la disposition des ligaments latéraux et des ligaments cruciformes. Le mouvement principal est celui qui se fait autour de l'axe transversal de l'articulation ; alors les condyles du fémur roulent et glissent sur les surfaces tibiales, et cela de telle manière que le condyle externe roule plus et le condyle interne glisse plus. La ligne de profil de la surface articulaire du condyle externe représente une spirale conchoïde dont le point central se trouve au point d'attache du ligament latéral. Lorsque la jambe s'étend sur la cuisse, la ligne transversale, le long de laquelle le condyle est en contact avec la surface tibiale, s'éloigne de plus en plus du point d'attache du ligament latéral, et cela en suivant la spirale conchoïde. De cette manière le ligament se tend de plus en plus lors de ce mouvement. C'est la cause pour laquelle une rotation de la jambe sur la cuisse autour de son axe longitudinal est impossible lorsque la jambe est en extension, tandis qu'elle est possible pendant la flexion.

Les os du carpe et du tarse sont en contact par des surfaces articulaires dont il est difficile d'établir le rapport avec les mouvements que peuvent exécuter ces os ; du reste, ces mouvements sont très limités, non seulement à cause de la forme compliquée des surfaces articulaires, mais aussi à cause de la brièveté et de la solidité des ligaments accessoires ; de telles articulationss s'appellent amphiarthroses.

Une question aussi difficile à résoudre qu'elle est intéressante à examiner, est celle de savoir quelles sont les forces qui interviennent pour tenir les articulations en contact. On y a répondu simplement en disant : la pression atmosphérique tient les surfaces articulaires appliquées les unes sur les autres, sans que la force musculaire intervienne pour faire face à la pesanteur. En effet, si à un cadavre suspendu on sectionne les muscles qui entourent l'articulation de la hanche, ainsi que la membrane capsulaire et les ligaments accessoires de cette articulation, la tête du fémur reste dans la fossette acétabulaire sans s'abaisser d'une manière sensible. Ici le membre inférieur est donc effectivement supporté par la pression atmosphérique, qui suffit complètement pour cette besogne, puisqu'une colonne d'air, ayant la hauteur de l'atmosphère et la section de l'entrée de l'acétabulum, pèse plus que le membre inférieur. Si sur ce cadavre l'on fait à la surface interne du bassin une petite ouverture dans la fossette acétabulaire, de sorte que l'air peut, à travers cette ouverture, pénétrer dans

l'articulation, la tête articulaire tombe de la fossette en produisant un sifflement. Tant que la fossette acétabulaire était fermée, l'air ne pouvait arriver dans la cavité articulaire qu'en pénétrant entre la tête fémorale et le rebord acétabulaire, ou bien la pression atmosphérique pouvait par la même voie se communiquer aux portions internes du liquide articulaire; mais entre la tête articulaire et le rebord acétabulaire, il existe une couche capillaire d'un liquide visqueux qui n'est pas refoulé par l'air, et qui aussi ne transmet pas facilement la pression. L'accolement de surfaces, recouvertes par une couche capillaire liquide, oppose une certaine résistance à la traction qui se fait perpendiculairement aux surfaces de contact, mais il ne joue qu'un rôle accessoire pour retenir la tête fémorale dans la cavité acétabulaire; là où la fossette a été perforée, le contact entre les surfaces articulaires n'est pas aussi intime que sur le bord de l'acétabulum, de sorte qu'une petite ouverture suffit pour laisser pénétrer rapidement de l'air et pour que le poids de la colonne d'air, qui agit sur la surface articulaire, devienne plus grand que le poids de la colonne d'air, diminué du poids du membre, pressant ce membre en haut.

Outre la pesanteur et la pression atmosphérique il y a, chez l'homme vivant, le tonus des muscles, l'état turgescent du tissu synovial et la pression sous laquelle la synovie est sécrétée, qui doivent être pris en considération; on a cru que, à cause de la pression atmosphérique, il ne fallait point de forces musculaires pour soutenir le membre inférieur. De fait, les muscles ne sont jamais tellement relâchés sur le vivant, qu'ils ne contribuent pas à presser les surfaces articulaires les unes contre les autres. La pression sous laquelle le liquide synovial est sécrété, doit être pour le moins aussi grande que la pression sanguine dans les capillaires. Cette pression agit généralement dans le même sens que la pesanteur, c'est-à-dire qu'elle tend à éloigner les surfaces articulaires les unes des autres. Entre ces forces d'une part et les forces antagonistes d'autre part, doit exister toujours l'équilibre. Si l'on veut juger de cet équilibre, il faut se rappeler que la pression dans les capillaires (en valeur absolue) doit diminuer lorsque la pression atmosphérique extérieure diminue. Si l'on tient compte de tous ces facteurs, on arrive à la conclusion qu'il est impossible d'indiquer exactement en kilogrammes de combien la pression atmosphérique extérieure diminue l'effort musculaire nécessaire pour soutenir une extrémité et pour tenir en contact les surfaces articulaires, mais que cette pression atmosphérique agit toutefois dans le sens d'une telle diminution.

En tout cas, l'action musculaire qui saute le plus aux yeux, ne consiste pas

à tenir en contact la charpente osseuse, mais bien à faire mouvoir régulièrement les unes sur les autres les diverses parties de cette charpente. La plupart des muscles franchissent une seule articulation, c'est-à-dire que leurs insertions se font sur des os voisins. On les appelle des muscles uniarticulaires, en opposition aux muscles bi- ou multiarticulaires. Un muscle uniarticulaire est représenté par le muscle brachial antérieur, un muscle biarticulaire par le muscle semi-tendineux.

Il est relativement facile d'apprécier l'action des muscles uniarticulaires qui passent au dessus des articulations en charnière : généralement on peut considérer l'un des os correspondants comme fixé dans l'espace, et l'autre comme mu sur le premier. La force musculaire qui sert au mouvement agit seulement dans la direction de la ligne droite qui relie les deux points d'insertion ; elle agit généralement sur un point plus voisin de l'axe du mouvement que le point où s'applique la force de résistance à vaincre. Que le membre à soulever soit chargé ou non chargé, le cas le plus simple serait celui où cette dernière force se trouverait appliquée au centre de gravité de la masse à mouvoir et aurait la direction de la pesanteur. Le mouvement surviendra lorsque le moment de la force musculaire sera plus grand que le moment de la pesanteur. Le moment d'une force se trouve de la manière suivante : On tire, dans la direction de la force agissante, une ligne qui part de son point d'application et dont la longueur est proportionnelle au poids qui fait équilibre à cette force ; d'après le principe du parallélogramme des forces, on décompose cette force en une force parallèle à l'axe longitudinal de l'os et en une force perpendiculaire à cette direction. Le produit de cette dernière force multipliée par la distance comprise entre le point d'application et l'axe du mouvement, constitue le moment de cette force, ou encore le moment de rotation.

Comme le point d'application de la force musculaire est situé généralement beaucoup plus près de l'axe de mouvement que le centre de gravité de la masse à mouvoir, le muscle produit, par de petites modifications de longueur, des mouvements relativement étendus ; en même temps il doit développer des tensions relativement grandes, ce qui lui est d'autant plus facile, comme nous l'avons vu plus haut, qu'il subit un raccourcissement moins considérable. Plus l'angle, que fait la direction de la force musculaire avec l'axe longitudinal de l'os, est petit, plus la fraction de force qui intervient dans le moment du mouvement est petite. Cet angle est généralement minimal lorsque l'articulation est en extension complète. Mais le muscle est aussi le plus étendu dans cette position, de sorte que, sous une excitation d'intensité égale, sa tension est la

plus grande. A mesure que le mouvement articulaire progresse, l'angle en question augmente et la longueur du muscle diminue ; une plus grande fraction de la force musculaire agit dès lors sur le moment de rotation, mais la force elle-même diminue, de sorte qu'il n'est pas nécessaire que le moment de rotation se modifie beaucoup lors du mouvement. Pour produire un même angle de mouvement, il faut que le muscle qui agit obliquement, lorsque le membre est en extension, subisse au voisinage d'une flexion de 90° une plus grande modification de longueur, qu'au voisinage d'une extension ou d'une flexion plus intenses.

Pour les articulations qui possèdent une plus grande liberté de mouvement, il devient difficile d'apprécier le mode d'action de chacun des muscles ; car ici les rapports de chacun des muscles avec l'axe de rotation et avec l'axe longitudinal de l'os en mouvement, se modifient aussitôt par les variations survenues dans les autres muscles. Ces rapports deviennent encore plus compliqués lorsque des muscles biarticulaires entrent en jeu. Les muscles semi-tendineux, semi-membraneux, grêle et couturier forment un groupe de muscles biarticulaires qui s'étendent des os du bassin aux os de la jambe ; ils exercent sur la cuisse l'extension, l'adduction et la rotation en dedans, tandis que sur la jambe ils opèrent la flexion. Ils agissent principalement sur la cuisse lorsque l'articulation du genou est en extension ; ils agissent principalement sur la flexion du genou lorsque la cuisse est rapprochée du ventre. Dans ce dernier cas ils opèrent même la flexion du genou sans entrer en état d'excitation, parce qu'ils sont étirés au-delà de leur position d'équilibre lorsque les articulations du genou et de la hanche sont en extension. Un rôle très remarquable est joué par le muscle quadriceps fémoral biarticulaire, lors de l'ascension d'une montagne ou d'un escalier : la jambe placée sur le degré supérieur doit, pour que le poids du corps soit soulevé, s'étendre dans l'articulation du genou et de la hanche ; le quadriceps est extenseur pour le genou et fléchisseur pour la hanche, l'extension de la hanche se fait surtout par les muscles fessiers. Lorsque les fessiers étendent l'articulation de la hanche, ils exercent en même temps, par l'intermédiaire du quadriceps, si celui-ci ne peut être étiré, une extension sur l'articulation du genou ; le quadriceps entre seulement en excitation au degré nécessaire pour être à même de transmettre l'action des fessiers à l'articulation du genou, il ne se raccourcit pas, de sorte que, lors d'un mouvement ascensionnel, le travail proprement dit n'est pas produit par lui, mais par les muscles fessiers. La grande masse musculaire, qui doit fournir la majeure partie du travail, est appliquée dans le voisinage du tronc,

et non le long des extrémités qui exécutent des mouvements étendus, disposition utile à un haut degré. Le principe de cette disposition des muscles se trouve réalisé, chez les animaux bons coureurs, à un plus haut point que chez l'homme. On voit chez eux que la traction des grandes masses musculaires situées près du tronc se communique à des segments éloignés, par l'intermédiaire de longs tendons qui franchissent fréquemment différentes articulations. L'exemple le plus frappant du genre se rencontre chez l'autruche.

Les opérations les plus importantes, où la mécanique du squelette intervient, sont les déplacements du corps dans l'espace et la conservation de la station debout et de l'attitude droite. La *marche* et la *station* dans une attitude droite sont pour la race humaine des attributs par lesquels elle s'élève effectivement au dessus de l'animal. L'attitude verticale permet le libre développement de la poitrine et l'usage de cette dernière au service de la parole. C'est à elle que l'homme doit un développement de ses bras et de ses mains tel qu'il permet des mouvements variés et qu'il réalise la condition primordiale de leur usage habile au service de l'utile et du beau. A elle, il doit la position droite de la tête et la direction du regard, dont le mouvement étendu autour de l'axe vertical et horizontal permet seul une libre orientation dans le monde extérieur.

On a étudié avec beaucoup d'attention la question de savoir quelles sont les dispositions dans la structure du squelette et dans les appareils ligamenteux, qui permettent une conservation de la station debout et qui, en même temps, exigent le moindre effort musculaire. D'abord il faut une fixation de la jambe sur le pied, puis de la cuisse sur la jambe et du bassin sur la cuisse. La rotation simultanée dans les deux articulations du cou-de-pied et dans les deux articulations du genou devient plus difficile, lorsque les axes de ces articulations à charnière ont été mis en divergence par la rotation en dehors de la cuisse dans l'articulation de la hanche ; de fait, nous avons l'habitude de nous tenir debout ayant les pointes des pieds dirigées en dehors. Le fil d'aplomb qui passe à travers le centre de gravité commun au tronc, à la tête et aux bras, passe, lors de la station debout, en arrière de la ligne qui relie les deux articulations de la hanche, de sorte que la pesanteur tend à faire fléchir en arrière le bassin sur les cuisses. Cette flexion est tenue dans des limites très étroites par la tension des ligaments ilio-fémoraux.

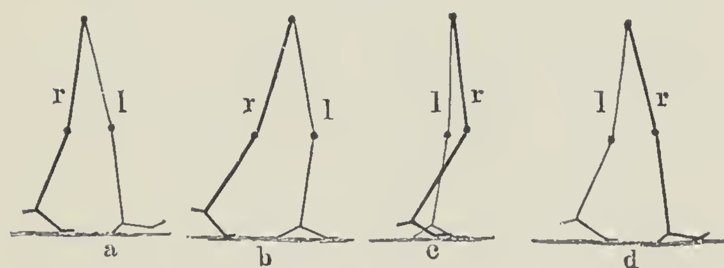
Il est hors de doute que ces dispositions allégent fortement l'intervention de l'appareil musculaire dans le maintien de la station verticale. Toutefois cette intervention ne se produit pas moins d'une manière continue.

L'appareil musculaire joue un rôle beaucoup plus réel dans le balancement

de la tête sur le cou, dans l'extension de la colonne vertébrale, ainsi que dans la rétraction en arrière des épaules ; ces deux dernières dispositions constituent une condition du libre développement de la poitrine. Les différents groupes musculaires coopèrent à la conservation de la station debout et de l'attitude verticale selon une forme commode, en même temps que convenable et favorable à la santé, sans que des impulsions conscientes interviennent, une fois que l'éducation a été achevée. Bien plus, les modifications accidentelles, qui ne manquent jamais, sont compensées directement aussitôt qu'elles naissent, à l'aide d'un mécanisme dont la disposition sera étudiée lorsque nous traiterons du système nerveux central ; il consiste en des réflexes utilement ordonnés.

La *marche* est la progression horizontale du corps, par le jeu alternatif des jambes. L'une des jambes, la *jambe portante*, sert d'abord d'appui au corps qui se meut en avant dans une direction horizontale ; ensuite elle communique, par son extension et par répulsion du sol, une nouvelle accélération au centre de gravité, accélération qui est dirigée en haut et en avant mais qui donne avec l'accélération de la pesanteur une résultante, ayant une direction approximativement horizontale. Entretemps l'autre jambe, *la jambe oscillante,* suspendue au tronc, oscille en avant, à côté de la jambe portante, pour jouer à son tour le rôle de soutien et ensuite d'agent propulseur.

La jambe oscillante devient jambe portante *(a, l* et *d, r),* par là que, étant



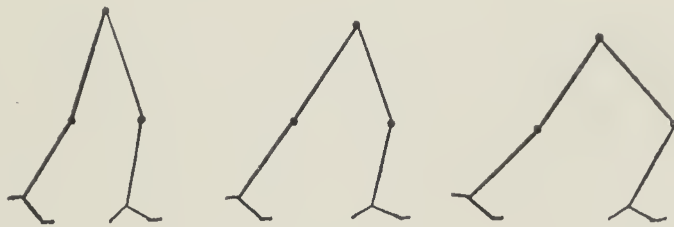
11.

presque complètement étendue dans l'articulation du genou lors d'un petit pas, et étant plus fléchie lors d'un grand pas, elle pose le talon sur le sol à une demi-longueur de pas au devant de la ligne d'aplomb qui passe en ce moment par le centre de gravité, et cela avant que la jambe, jusqu'en ce moment portante *(a, r* et *d, l)* ait quitté le sol. La pointe du pied de la jambe portante *(b, r)* se détache du sol parce que le centre de gravité possédant une certaine vitesse dans la direction horizontale, vitesse qui est encore augmentée par le dernier acte de la jambe portante, se rapproche de la ligne d'aplomb, qui passe par le talon de la jambe devenue maintenant portante. Entretemps la surface plantaire de cette dernière *(b, l)* s'est appliquée sur le sol et son genou s'est

fléchi. Si ce dernier mouvement de flexion n'existait pas, le centre de gravité serait empêché de suivre sa direction qui est maintenant légèrement inclinée en avant et en bas : il subirait ainsi un retard inutile. Dès que le centre de gravité du corps a dépassé la ligne d'aplomb passant par le talon, le genou recommence à s'étendre *(c, l)* ; dès qu'il a franchi la ligne d'aplomb de la tête du premier os métatarsien, le talon se détache du sol et le pied passe en flexion plantaire *(d, l)*. L'extension de l'articulation du genou et de celle du pied communique au centre de gravité cette accélération en avant et en haut, que nous avons déjà signalée précédemment, et qui, avec l'accélération due à la pesanteur, donne comme résultante une accélération dans la direction presque horizontale. La force vive, ainsi communiquée au corps, doit suffire pour entretenir le mouvement du centre de gravité en avant, jusqu'au moment où l'autre jambe, devenue jambe portante, commence à s'étendre.

La jambe portante devient jambe oscillante par cela que, les muscles extenseurs étant relâchés, elle commence, obéissant à la loi du pendule, à osciller en avant ; comme la cuisse oscille plus rapidement que la jambe proprement dite, avec laquelle elle est reliée par l'articulation du genou devenue maintenant libre, il survient déjà, par cela seul, une augmentation de la flexion du genou. En ce moment la jambe portante a exécuté en partie la flexion du genou déterminée par la direction du centre de gravité *(b, l)*. La jambe oscillante doit donc, pour pouvoir osciller librement dans l'air, sans que la pointe de son pied touche le sol, être raccourcie assez considérablement par la flexion du genou et par la flexion dorsale du pied *(c, r)*. La flexion seule du genou, déterminée par la cuisse oscillant plus rapidement, n'est pas à même d'élever suffisamment au dessus du sol la pointe du pied : une flexion active doit intervenir. Si cette flexion active était déterminée à l'articulation du genou par des muscles qui n'agissent pas en même temps aussi sur l'articulation coxo-fémorale, la jambe pourrait osciller comme un pendule libre. Le seul muscle, qui pourrait provoquer un tel effet, est le gastrocnémien, mais celui-ci détermine en même temps la flexion plantaire du pied, et par là il allongerait d'autant la jambe qu'il la raccourcit par la flexion du genou. Il faut donc que la flexion active du genou, à exécuter par la jambe oscillante, appelle encore à son secours d'autres muscles qui en même temps n'agiront pas sur le pied. A cet effet il n'y a de disponible que des muscles qui passent au dessus de l'articulation coxo-fémorale, en même temps qu'au dessus de l'articulation du genou (semi-tendineux, semi-membraneux, etc.), et qui par là exercent une action d'arrêt sur la libre oscillation de la jambe.

La jambe oscillante ne se comporte donc pas comme un pendule libre, mais bien comme un pendule qui oscille sous l'influence de tractions musculaires dont les unes arrêtent et dont les autres, déterminées par les muscles antagonistes (quadriceps), accélèrent probablement l'oscillation. En tout cas, c'est un pendule dont la durée d'oscillation, régie par la longueur de la jambe, doit influencer la vitesse de la marche. La longueur du pendule de la jambe oscillante, c'est-à-dire la distance entre son centre de gravité et l'axe de l'articulation coxo-fémorale, dépend de la grandeur du corps, et aussi de la longueur du pas : plus le pas est grand, plus l'articulation coxo-fémorale s'abaisse, d'après une simple loi de géométrie ; plus donc la jambe oscillante doit être raccourcie



15.
Différentes longueurs du pas.

par flexion pour qu'elle puisse osciller en avant sans toucher le sol, plus sa durée d'oscillation devient courte. Il s'ensuit que l'allongement du pas s'accompagne directement d'une accélération du pas, et vice-versa. La longueur du pas augmente à mesure que le nombre s'accroît et cela jusqu'à 77 pas à la minute. Cette augmentation est le plus marquée entre 65 à 77 pas à la minute. Au delà de ce nombre elle diminue de nouveau. L'effort musculaire à déployer par la jambe oscillante est diminué dans une certaine mesure, parce que la tête du fémur est appliquée dans la cavité cotyloïde par la pression atmosphérique.

Dans la description ci-dessus de la marche, on a insisté sur ce fait que, dans l'évolution d'un pas, il existe un temps pendant lequel les deux pieds touchent le sol ; on a compris ici sous le nom de pas les mouvements exécutés pendant le temps qui s'écoule entre le moment, où la pointe du pied d'une des jambes et celle de l'autre jambe se détachent du sol. Le rapport de la durée du temps, où les deux pieds sont posés sur le sol, à celle du pas dépend du nombre de pas dans l'unité de temps, de la charge du corps et de la fatigue. Si la vitesse du pas, sans charge du corps, augmente de 40 jusqu'à 100, la durée d'appui simultané des deux pieds diminue plus rapidement que celle du pas, de sorte que ce rapport tombe d'un quart à un huitième. Donnée en mesure absolue, la durée du double appui

diminue alors de $^{7}/_{40}{}^{mes}$ à $^{2}/_{40}{}^{mes}$ de seconde. Ce rapport augmente à mesure que la charge du corps devient plus grande, et lors de la charge maximale elle peut être d'un demi. A côté de la charge, il y a la fatigue qui augmente ce rapport, et ainsi ce dernier peut être utilisé comme mesure de la fatigue lors de la marche. Des mesures de ce genre peuvent être prises en se servant de l'odographe de Marey, dont le principe consiste en ce que des modifications, imprimées à des appareils placés entre la plante du pied et la semelle de la chaussure, sont communiquées, par un conduit d'air ou par un courant électrique, à un appareil enregistreur porté par l'individu qui marche.

Lors de la *course*, la durée d'appui simultané des deux jambes devient nulle, et lors de la course en galop, ainsi que lors de la course ordinaire mais très rapide, il existe un moment où aucun des pieds ne touche le sol.

L'effet utile d'une espèce de marche, c'est-à-dire le rapport de l'effet de locomotion obtenu à l'effort musculaire consommé, peut être jugé d'après le chemin que parcourt le centre de gravité ; en effet, plus ce chemin est en ligne droite et plus la vitesse avec laquelle il est parcouru est uniforme, plus le travail musculaire dépensé contribue à un effet de locomotion. Même dans l'espèce de marche dont l'effet utile est le plus grand, le mouvement du centre de gravité ne s'effectue pas complètement en ligne droite et ne possède jamais une vitesse absolument constante. Lors de chaque pas le centre de gravité est une fois élevé, une fois abaissé ; dans l'un des pas il dévie à droite, dans le pas suivant il dévie à gauche ; à cela s'ajoute encore une rotation de l'axe commun des articulations coxo-fémorales autour de la ligne d'aplomb, rotation qui est liée également à une perte de travail musculaire.

Le centre de gravité est le plus élevé lorsqu'il passe par la verticale venant de l'articulation du pied, il est le plus bas lorsque les deux pieds sont posés sur sur le sol ; il dévie à droite pendant que la jambe droite est jambe portante ; la cavité cotyloïde de la jambe oscillante reste en arrière par rapport à celle de la jambe portante pendant la première moitié de son oscillation, tandis qu'elle vient prendre le devant pendant la seconde moitié de son oscillation. La vitesse horizontale du centre de gravité est la plus grande lorsque la jambe portante se détache du sol ; elle est la plus petite pendant la première période de flexion de la jambe portante, après que le centre de gravité a dépassé la verticale de l'articulation du pied. On peut juger de la direction et de la vitesse du centre de gravité, ainsi que des autres points et lignes qui doivent être pris en considération dans l'étude de la marche, à l'aide de photographies instantanées et successives, prises chez des personnes en expérience qui portent

un habit complètement noir à l'exception de ces points et de ces lignes qui sont très brillants : telle est la méthode qui a servi pour étudier les rapports quantitatifs et les rapports de temps pour les mouvements des membres, qui constituent la marche. En ce qui regarde l'effet utile des différentes variétés de marche, on sait seulement jusqu'ici que l'accélération de la marche, à partir de 85 pas par minute, devient moins utile, en ce que, pour produire une vitesse moins grande que celle de la course ayant même nombre de pas, elle exige une production de travail plus grande. La marche à effet utile est rendue plus facile par une chaussure qui a quelque poids et dont la semelle solide, élastique, dépasse un peu la pointe du pied.

Le saut à poussée unilatérale est produit, après que l'élan a communiqué au centre de gravité une grande vitesse en direction horizontale, par un mouvement d'extension subit de la jambe fléchie d'abord fortement et qui repousse ensuite le sol ; la forte flexion est atteinte par un allongement particulier du dernier pas de l'élan ; plus la longueur de ce pas est grande, plus la flexion de la jambe mise en avant est profonde. Au mouvement d'extension contribuent les muscles extenseurs des articulations de la hanche, du genou et du pied. De plus, un mouvement rapide en avant est imprimé aux bras, de sorte que la force vive qui leur est communiquée contribue à la progression de l'ensemble du corps. Dès que le corps a quitté le sol, son centre de gravité décrit une parabole au trajet de laquelle plus rien ne peut être changé. Mais la modification de la position respective de chacune des parties du corps est possible à chaque instant par l'action musculaire ; cette modification s'accompagne de rotations du corps autour du centre de gravité. Avant de prendre terre, les jambes sont étendues en avant, de sorte que la pointe des pieds touche d'abord le sol. La contraction des extenseurs cédant peu à peu, il s'ensuit que la force vive qui existe encore s'épuise à étirer ces muscles, et ainsi le choc, qui se communiquerait à la colonne vertébrale par l'intermédiaire des jambes étendues, se trouve évité.

Lorsqu'on saute d'un véhicule en mouvement, le centre de gravité du corps possède encore, au moment où l'on touche le sol, à peu près la même vitesse que celle du véhicule. Dès qu'on a touché le sol, il faut donc que le centre de gravité décrive avec cette vitesse un arc de cercle autour du point de contact, à moins que des forces musculaires n'entrent en jeu. La chute du corps en avant peut être évitée par la flexion du genou, et surtout par l'action des puissants muscles extenseurs de la hanche, les fessiers, ainsi que des muscles du dos, et cela d'une manière bien plus facile que ne peut être empêchée la chute du

corps en arrière par la flexion de la hanche et l'extension dans le genou. C'est en vertu d'une relation avec ces actes musculaires que, au moment où l'on saute d'un véhicule, on doit toujours porter le regard dans la direction du mouvement.

Le saut à poussée bilatérale est produit par les jambes fortement fléchies qui s'étendent subitement. Par là le centre de gravité des parties mues directement reçoit une forte impulsion en haut, de sorte que la force vive de la masse en mouvement est plus que suffisante pour détacher du sol les pieds d'abord pressés vers le bas; il est évident que les pieds doivent, aussi longtemps que l'accélération du centre de gravité augmente, être appliqués contre le sol par une force proportionnelle à cette accélération; mais dès que l'extension complète s'est établie, et que le centre de gravité n'est plus accéléré dans son mouvement, la pression contre le sol cesse aussi; les pieds sont entraînés alors par la masse en mouvement, avec laquelle ils sont en continuité directe et dont le volume dépasse de loin le leur. La pression exercée sur le sol au moment du saut peut être mise en évidence, et même mesurée, lorsque le saut se fait sur une balance à pont, préalablement équilibrée.

La souplesse étonnante des articulations que les hommes dits hommes-serpents, ou hommes-caoutchouc, exhibent au public, n'est pas due à une flexibilité anormale de leurs os ou à une extensibilité extraordinaire de leurs ligaments articulaires, mais bien à un exercice spécial, commencé dès le jeune âge, de leur système neuro-musculaire; en effet, sur le cadavre d'un homme normal quelconque, on peut reproduire les positions du corps les plus extraordinaires des hommes-serpents, sans déterminer de déchirures.

CHAPITRE III.

TISSU NERVEUX.

L'animal est redevable au tissu nerveux de cet avantage, que des modifications survenant en un point de son organisme peuvent, avec grande rapidité et précision, provoquer des modifications correspondantes dans des organes et des tissus éloignés. Chez les plantes on trouve également des éléments fort distants

les uns des autres, qui présentent des modifications corrélatives, telles, par exemple, les cellules stomatiques de l'épiderme des feuilles et l'épithélium absorbant de la gaîne des racines ; le changement de la transpiration dans l'air provoque un changement corrélatif de la résorption se faisant dans le sol. Toutefois cette influence régulatrice est liée à des processus très nombreux, se passant dans les différents éléments intercalés. Chez les animaux il existe des voies spéciales, constituées par la substance homogène d'un protoplasme différencié *ad hoc*, et capables de transmettre à de grandes distances un processus *sui generis*. Chacune de ces voies possède deux appareils terminaux, dont l'un est situé généralement à la périphérie, et l'autre au centre. La plupart des appareils périphériques se trouvent dans la surface sensible et sont mis en état d'excitation par une influence extérieure. Ils constituent les appareils de réception des nerfs périphériques. L'excitation qui y naît se propage vers le centre le long des fibres nerveuses correspondantes, qu'on dénomme de ce chef fibres *centripètes*. Celles-ci aboutissent dans le système nerveux central, c'est-à-dire dans la moelle épinière et dans le cerveau, à des pièces de raccordement qui les relient à d'autres fibres nerveuses conduisant l'excitation dans la direction centrifuge. Les appareils terminaux périphériques de ces fibres nerveuses *centrifuges* constituent les appareils de réaction auxquels se rattachent en première ligne les fibres musculaires striées et lisses, reliées elles-mêmes aux fibres nerveuses par des appareils nerveux terminaux tout particuliers.

Les appareils terminaux centraux des fibres nerveuses centrifuges, et probablement aussi des fibres centripètes, sont constitués par des *cellules nerveuses* reliées entre elles par des voies de transmission intracentrales.

Les éléments physiologiques dont se compose le système nerveux forment donc un double système de voies de transmission, muni chacun d'un double appareil terminal correspondant. Les voies de communication sont constituées par les fibres nerveuses ; les appareils terminaux sont formés, d'un côté, par les cellules nerveuses, d'un autre côté, par des organes nerveux spéciaux, dont une partie sert à recevoir l'excitation, et l'autre à transmettre cette excitation à d'autres éléments anatomiques.

On peut le mieux étudier les propriétés des *fibres nerveuses* sur les troncs nerveux périphériques. Un nerf périphérique se compose d'un grand nombre de fibres nerveuses, réunies par du tissu conjonctif. Une section transversale, faite à travers ce nerf, montre qu'il est entouré partout d'une enveloppe conjonctive périphérique d'où partent, vers l'intérieur, des cloisons ; celles-ci s'anastomosent, se bifurquent à différentes reprises en de nouvelles cloisons,

qui s'anastomosent encore, et ainsi de suite. De la sorte les coupes transversales des fibres nerveuses elles mêmes se présentent en groupes séparés par les cloisons conjonctives interfasciculaires. Les cloisons les plus fines entourent les groupes primaires; les cloisons un peu plus épaisses, entourant un certain nombre des groupes primaires, forment des groupes secondaires qui se réunissent à leur tour par le même procédé. La richesse des nerfs en tissu conjonctif varie d'après les influences mécaniques auxquelles ils sont exposés. Dans les couches périphériques de ce tissu conjonctif on trouve en maint endroit des cellules graisseuses. Les vaisseaux sanguins des nerfs sont renfermés dans le tissu conjonctif; relativement ils sont toujours peu nombreux. Les fibres nerveuses semblent posséder dans le nerf non étendu un parcours légèrement ondulé, de telle sorte que l'extension du nerf, qui accompagne fréquemment le mouvement d'un membre, ne donne aux fibres qu'une direction rectiligne sans leur faire éprouver de distension. Ces dispositions ondulées des fibres nerveuses font apparaître, déjà à l'œil nu, une striation transversale régulière sur des nerfs à texture délicate, comme le nerf vague du lapin et le sciatique de la grenouille; c'est la *striation de Fontana*. Des cloisons interfasciculaires partent des ramifications conjonctives encore plus fines qui entourent chaque fibre du faisceau primaire. Chacune de ces cloisons conjonctives intrafasciculaires se termine par une gaîne endothéliale, disposée en forme de tube *(gaine de Henle)*. A l'intérieur de cette dernière se trouve la fibre nerveuse suspendue dans une mince couche de liquide lymphatique. Elle même se limite extérieurement par une membrane anhyste, *la gaine de Schwann*, dont la partie interne est tapissée, à des distances régulières, par des noyaux entourés d'un petit reste de protoplasme non différencié. Le centre de la fibre nerveuse est occupé par une substance, qui manifeste une grande avidité vis-à-vis des matières colorantes; elle constitue le cylindre-axe. Différentes méthodes de traitement, surtout celle au nitrate d'argent, font apparaître dans le cylindre-axe une striation longitudinale, et parfois même une striation transversale. Cette dernière se présenterait surtout dans les nerfs soumis d'abord à une excitation intense et prolongée, puis fixés directement. L'espace compris entre le cylindre-axe et la gaîne de Schwann avec les noyaux et les restes protoplasmiques, est occupé par une substance qui réfracte la lumière d'une manière plus intense que le cylindre-axe; c'est la myéline, substance qui se colore en noir par l'acide osmique et se transforme, après la mort, en des formes bosselées toutes spéciales, telles qu'on peut les observer aussi en dissociant un nerf frais dans l'eau distillée. La myéline forme la gaine dite médullaire de la plupart des fibres nerveuses. La gaîne médullaire

est différemment développée dans les diverses fibres nerveuses : elle paraît pouvoir, d'une part, manquer absolument, et, d'autre part, être composée d'une substance douée de propriétés autres que celles de la myéline, de sorte qu'on divise les fibres nerveuses en myéliniques et amyéliniques. Les fibres nerveuses myéliniques prédominent dans les nerfs périphériques, si bien qu'une coupe transversale colorée montre le cylindre-axe coloré, entouré d'une zone de myéline, soit incolore, soit noire après l'action de l'acide osmique. Différentes méthodes de traitement font perdre à la gaine médullaire son aspect homogène, et font apparaître une charpente de forme variable, présentant une très grande résistance aux différents réactifs (substance cornée, neurokératine). La myéline présente différentes propriétés qui sont identiques à celles de la lécithine du jaune d'œuf.

Le diamètre des fibres nerveuses myéliniques est très variable, de 1 à 4 μ pour les fibres fines, de 4 à 8 μ pour les fibres moyennes, de 8 à 20 μ pour les fibres épaisses. La longueur des fibres nerveuses est souvent très considérable, et le cylindre-axe se continue sans interruption d'un organe terminal à l'autre; les autres parties de la fibre nerveuse sont segmentées. Le milieu de chaque segment est occupé par un noyau. De part et d'autre de ce noyau, à des distances à peu près égales, on observe un rétrécissement de la gaine de Schwann et de la gaine médullaire, rétrécissement nommé *étranglement de Ranvier*. La longueur de chaque segment est à peu près identique dans la même fibre nerveuse, mais elle varie pour les différentes fibres : elle est plus grande pour les grosses fibres que pour les petites, et peut atteindre de 80 à 900 μ.

Les ramifications des nerfs périphériques ne s'accompagnent pas généralement de ramifications des fibres nerveuses primitives; il y a plutôt une sortie de faisceaux de fibres. Les nerfs des muscles présentent des ramifications des fibres nerveuses seulement à l'intérieur du muscle, ou bien dans son voisinage immédiat. Mais comme chaque fibre terminale établit une communication nerveuse avec une fibre musculaire différente, on comprend que chaque fibre nerveuse primitive peut, à travers ses ramifications terminales, transmettre l'excitation à un grand nombre de fibres musculaires. La terminaison nerveuse est située en dedans du sarcolemme et formée par une arborisation et un épanouissement du cylindre-axe. Une substance riche en noyaux, qui chez les mammifères constitue une masse compacte et forme le substratum de la *plaque motrice terminale*, établit la transition entre la substance du cylindre-axe et celle de la fibre musculaire.

Les fonctions des fibres nerveuses ne se laissent pas étudier sur un nerf

isolé, comme on peut le faire avec un muscle. Ce dernier nous fournit immédiatement les données fondamentales caractérisant son activité; tandis que les modifications fonctionnelles des fibres nerveuses ne nous apparaissent pas directement; c'est seulement par les modifications observées dans les appareils de réaction, restés en liaison naturelle avec les fibres nerveuses, que nous pouvons conclure à leur existence. L'appareil de réaction qui s'approprie le mieux à cette étude est le muscle strié. Un muscle séparé de l'organisme, mais pourvu d'un segment suffisamment long de son nerf propre, constitue une *préparation neuro-musculaire*. Différentes influences agissant sur le nerf d'une préparation neuro-musculaire à des distances variées du muscle, telle par exemple sa section, déterminent une excitation du muscle. On ne peut comprendre un tel résultat que par l'interprétation suivante : à l'endroit de son application, la section agit comme excitant de la substance nerveuse, et l'excitation, née à cet endroit, est conduite par les fibres nerveuses au muscle, où elle se transmet à la substance contractile. Nous devons donc attribuer au nerf l'excitabilité avec la conductibilité pour l'excitation, deux propriétés fondamentales. Si l'on jette une ligature serrée sur le nerf entre l'endroit de l'excitation et le muscle, l'excitation reste sans effet sur le muscle. Si, au contraire, la ligature est placée entre deux électrodes excitateurs, on peut, en employant une certaine direction de courant, déterminer la contraction du muscle. Par conséquent une ligature, qui n'empêche pas dans le nerf la conduction électrique, élève à la transmission de l'excitation une barrière infranchissable.

Normalement l'excitation d'une fibre nerveuse ne se transmet pas à une fibre voisine : chacune constitue plutôt une voie isolée.

Le nerf peut être excité par des moyens mécaniques, par des stimulants chimiques, par la chaleur ou l'électricité. La plupart des influences, qui altèrent la substance nerveuse, exercent, avant de tuer le nerf, une action excitante. Si on écrase le nerf, on détermine la contraction du muscle correspondant, même alors qu'on se sert, pour interrompre la continuité, d'un instrument très tranchant; la cautérisation à l'aide de la chaleur ou de produits chimiques, soit les acides, les alcalis ou les sels de métaux lourds, exerce la même action. Toutefois une solution concentrée d'ammoniaque permet de tuer le nerf moteur, sans déterminer une contraction du muscle. Les modifications graduelles de température n'excitent pas le nerf moteur; cependant la congélation d'un nerf détermine la contraction du muscle correspondant. Les seules influences, qui nous permettent d'exciter le nerf à différentes reprises, sans modifier d'une manière permanente sa structure intérieure, sont les excitants électriques et

mécaniques. La substance nerveuse est bien plus sensible que la substance musculaire à une légère pression ou à un choc ; aussi en graduant prudemment l'intensité du choc sur un même endroit du nerf, on peut provoquer successivement un très grand nombre d'excitations, dont l'intensité correspond à celle du choc. Les influences électriques permettent de graduer davantage encore ces excitations, ce qui n'est pas possible à l'aide des agents thermiques et chimiques. Les substances déshydratantes, comme la solution concentrée de sel de cuisine ou la glycérine concentrée, excitent le nerf, mais pas d'une manière régulière ; il est encore impossible de décider s'il s'agit là de processus chimiques, ou bien si le tissu intermédiaire, en se rétractant par la déshydratation, exerce des influences mécaniques sur la substance nerveuse ; en effet, le simple dessèchement à l'air détermine des contractions dans le muscle correspondant, et il suffit d'humecter le nerf à l'aide de la solution à 0,75 % de sel de cuisine, pour que ces contractions disparaissent.

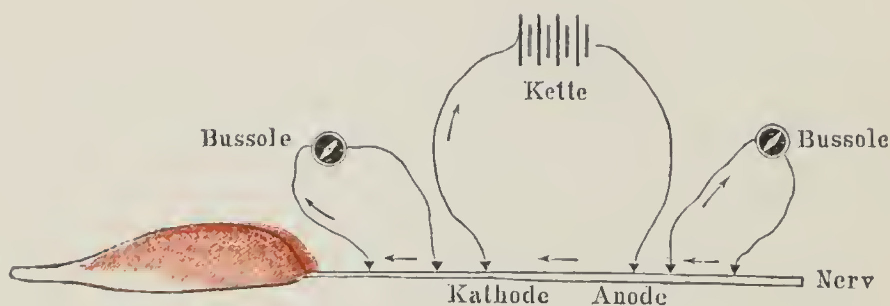
Généralement le muscle reste au repos, pendant qu'une longueur quelconque du nerf de la préparation neuro-musculaire est traversée par un courant électrique d'intensité constante, sans que l'on puisse conclure de là que le nerf lui-même soit resté à l'état de repos. Mais la préparation neuro-musculaire est très sensible aux variations d'intensité du courant électrique, spécialement lorsqu'elles sont instantanées; aussi les excitants les plus intenses du nerf sont représentés par les courants d'induction, surtout par les courants d'ouverture, dont l'évolution est plus instantanée que celle des courants de fermeture.

La meilleure mesure de l'excitabilité du nerf nous est donnée par un courant d'ouverture, dont l'intensité est telle qu'elle suffit justement pour déterminer dans le muscle correspondant une secousse minimale. Cette intensité du courant d'ouverture se mesure par la distance à laquelle la bobine secondaire de l'appareil à induction se trouve de la bobine primaire.

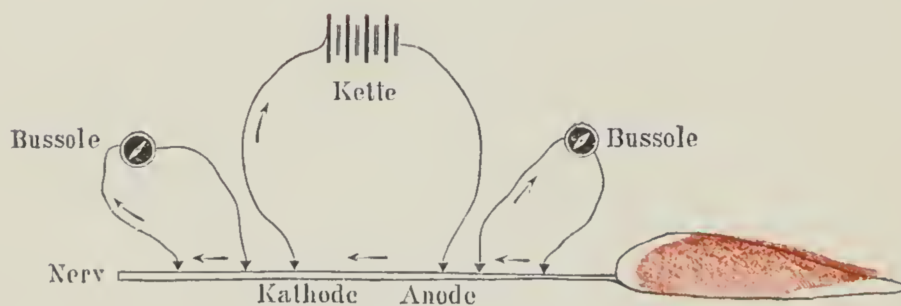
Si, à l'aide de ce courant, on examine l'excitabilité d'un nerf dans le voisinage de l'électrode impolarisable qui amène dans le nerf un courant constant (anode) et dans le voisinage de l'autre électrode qui emmène du nerf ce même courant (catode), on la trouve diminuée autour de l'anode et augmentée autour du catode. Les modifications d'être, provoquées dans le nerf par le courant constant et dont les modifications d'excitabilité constituent une des manifestations, sont dites *électrotoniques*, et l'on distingue l'*anélectrotonus* et le *catélectrotonus*. Les états électrotoniques apparaissent immédiatement après la fermeture du courant électrotonisant. A l'ouverture de ce dernier ils prennent, avant de disparaître, des signes contraires, c'est-à dire que, à la place de l'augmentation

catélectrotonique de l'excitabilité, apparaît d'abord une diminution. Un fort anélectrotonus peut supprimer la conductibilité pour l'excitation. Un fort catélectrotonus détermine le même effet au moment de sa disparition.

Parallèlement aux modifications électrotoniques de l'excitabilité et de la conductibilité, surviennent dans le nerf des phénomènes électriques remarquables nommés aussi électrotoniques. Le principal d'entre eux consiste en ce que des électrodes impolarisables appliqués sur le nerf, soit au-dessus de l'anode, soit en dessous du catode, par conséquent dans les régions extrapolaires (figure 16A, 16B), et mis en rapport avec une boussole, démontrent



16A.



16B.

l'existence de courants dont la direction à l'intérieur du nerf est la même que celle du courant électrotonisant. Les courants électrotoniques ont une intensité relativement grande au voisinage des électrodes du courant polarisant: cette intensité, quoique la distance entre les électrodes qui conduisent à la boussole reste la même, diminue très rapidement à mesure qu'on s'éloigne de l'anode ou du catode. La force électromotrice de ces courants augmente, si la distance entre les électrodes, conduisant à la boussole, devient plus grande. Les phénomènes électriques de l'électrotonus se comportent, en ce qui regarde leur moment d'apparition et leur renversement lors de la disparition, comme les modifications électrotoniques de l'excitabilité.

Un courant constant, qui traverse longitudinalement le nerf, détermine généralement, s'il est d'intensité moyenne, une réaction du muscle lors de sa

fermeture et lors de son ouverture. Si le courant est descendant dans le nerf et qu'ainsi le catode est plus voisin du muscle, il s'écoule entre le moment de la fermeture et celui de la réaction musculaire un temps sensiblement plus court que celui observé lors de la fermeture du courant ascendant : il résulte de ce fait que l'excitation lors de la fermeture du courant naît au catode ; des faits d'observation analogues démontrent que le point d'excitation se trouve à l'anode lors de l'ouverture du courant, et au catode lorsqu'on applique des courants induits. C'est ce qu'on exprime, en disant : l'apparition du catélectrotonus et la disparition de l'anélectrotonus sont accompagnées d'excitation du nerf. L'apparition du catélectrotonus semble être plus active que la disparition de l'anélectrotonus ; en effet, si on augmente peu à peu l'intensité d'un courant constant trop faible pour être actif, on voit d'abord survenir la réaction musculaire lors de la fermeture du courant, soit que celui-ci ait dans le nerf une direction ascendante, soit qu'il ait une direction descendante, tandis que le muscle reste au repos lors de l'ouverture de ce même courant. Augmente-t-on l'intensité de ce courant constant, on trouve un certain intervalle d'intensité de courant, où la réaction musculaire est déterminée tant par l'ouverture que par la fermeture du courant, soit descendant, soit ascendant. Au delà de cet intervalle il existe des intensités de courant, dont la fermeture lorsqu'il est ascendant, et l'ouverture lorsqu'il est descendant, laissent le muscle au repos, tandis que l'ouverture du courant ascendant et la fermeture du courant descendant déterminent une réaction musculaire. Le repos du muscle dans les deux cas précités se comprend si l'on songe à ce fait, que l'onde d'excitation s'éteint dans un segment de nerf qui se trouve dans un anélectrotonus suffisamment intense ou qui vient de sortir d'un catélectrotonus semblable. L'ensemble de ces phénomènes qui concernent la réaction ou le repos musculaire sous l'influence de la fermeture ou de l'ouverture d'un courant à direction ascendante ou descendante dans un nerf, constitue la *loi de la secousse*.

TABLEAU I.

	FAIBLE		MOYEN		FORT	
↑	F. C.	O. R.	F. C.	O. C.	F. R.	O. C.
↓	F. C.	O. R.	F. C.	O. C.	F. C.	O. R.

Un courant induit unique qui frappe le nerf, ou une seule fermeture ou bien

une seule ouverture d'un courant constant qui traverse le nerf, déterminent dans les fibres du muscle correspondant l'apparition d'une seule onde d'excitation ; la hauteur de contraction ou le degré de tension constitue la mesure de l'intensité de l'excitation du nerf. Cette intensité s'accroît jusqu'à une certaine limite à mesure que l'excitant nerveux devient plus fort. L'intensité d'un excitant nerveux, qu'on peut renforcer sans augmenter l'intensité de la contraction musculaire, s'appelle *maximale*. En augmentant encore l'intensité du courant induit, on peut observer que l'excitation musculaire diminue à nouveau et peut même disparaître. En poussant encore plus loin l'intensité de l'excitant, on peut faire réapparaître la réaction musculaire et atteindre un second maximum.

Le seuil de l'excitant du nerf correspond à un courant moins dense que celui du muscle. On peut le démontrer de la manière suivante : chaque extrémité d'un muscle curarisé est mise en communication avec les électrodes de la bobine secondaire d'un appareil à induction. On place longitudinalement sur ce muscle le nerf d'un muscle non curarisé. Si on fait passer à travers le muscle un courant d'induction, la densité du courant est à peu près la même pour chaque unité de section transversale du muscle et du nerf placé sur ce dernier ; la bobine secondaire étant placée à une distance telle que le courant induit reste inactif, on la rapproche de la bobine primaire, et on cherche la position où survient la première réaction. On voit alors que le muscle excité indirectement par son nerf se contracte en premier lieu, et qu'il faut rapprocher davantage les deux bobines pour faire contracter aussi le muscle excité directement. L'intervalle compris entre l'intensité du seuil de l'excitant et celle de l'excitant maximal est, pour le nerf, généralement plus petit que pour le muscle. Toutefois il existe une espèce de muscle pour lequel cet intervalle est même nul ; c'est le muscle cardiaque des animaux à sang froid, et aussi à sang chaud : le courant électrique ne l'excite pas du tout, ou bien l'excite au maximum.

Si des excitants uniques se succèdent à des intervalles plus courts que la période de l'énergie croissante des simples secousses musculaires, le muscle persiste dans une contraction prolongée, uniforme, c'est-à-dire en tétanos. Si la fréquence des excitants uniques dépasse une certaine limite de fréquence, on rencontre des intensités de courant relativement faibles dont le premier excitant détermine seul une contraction ; au lieu du tétanos, survient seulement une contraction initiale.

Il existe pour chaque température une fréquence d'excitation, dont l'effet tétanisant sur le nerf constitue un *optimum*. Cette fréquence optimale augmente

généralement à mesure que la température s'élève. Le nerf possède aussi comme le muscle — et cela à un degré bien plus élevé — la propriété d'additionner des excitations sous-minimales, c'est-à-dire, que des courants, dont chacun en particulier reste inactif, peuvent produire un faible tétanos. L'excitation du nerf à l'aide du courant tétanisant maximal détermine dans le muscle une activité plus grande que celle d'un excitant unique maximal. Toute excitation, communiquée aux nerfs moteurs par un centre nerveux dans l'évolution normale des choses, est de nature tétanique. L'intensité du tétanos, mesurée par la tension qu'il développe, peut atteindre une plus grande valeur par suite de l'effort volontaire que par l'excitation électrique maximale appliquée sur le tronc du nerf.

L'excitation unique se transmet du lieu de sa production à travers le nerf, sous forme d'une onde dont la vitesse de propagation peut être déterminée sur la préparation neuro-musculaire : on applique sur le sciatique d'une grosse grenouille deux paires d'électrodes excitateurs à une distance de 5 centimètres; les courbes musculaires du gastrocnémien correspondant sont inscrites sur un plan enregistreur à mouvement rapide, de telle manière que la pointe écrivante se trouve, au moment de chaque excitation, au même endroit du plan enregistreur. Si l'excitation est déterminée par les électrodes les plus éloignés du muscle, la courbe musculaire quitte la ligne des abscisses plus tard que la courbe déterminée par les électrodes voisins du muscle. La durée qui correspond à la longueur de l'abscisse comprise entre les deux points où les courbes quittent celle-ci, se mesure à l'aide des vibrations d'un diapason, inscrites en même temps que les courbes musculaires. Cette durée indique le temps employé par l'onde d'excitation pour franchir la distance de 5 centimètres. A une température moyenne, cette vitesse de propagation de l'onde d'excitation est de 29 à 30 mètres à la seconde pour les nerfs moteurs de la grenouille; elle est notablement moindre dans un nerf refroidi. Des expériences instituées sur les nerfs moteurs de l'homme, d'après les mêmes principes, indiquent une vitesse de propagation un peu plus grande : 30 à 33 mètres par seconde. Quant aux nerfs sensitifs de l'homme, il n'y a pas de raison d'admettre pour eux une vitesse de propagation plus rapide; les déterminations instituées directement sur eux rencontrent des difficultés tout à fait particulières.

Si la section transversale fraîchement faite à un nerf de grenouille et un point de la surface naturelle (section longitudinale naturelle) sont mis en contact avec des électrodes impolarisables qui communiquent avec une boussole, celle-ci dénote l'existence d'un courant qui va de la section longitudinale à la

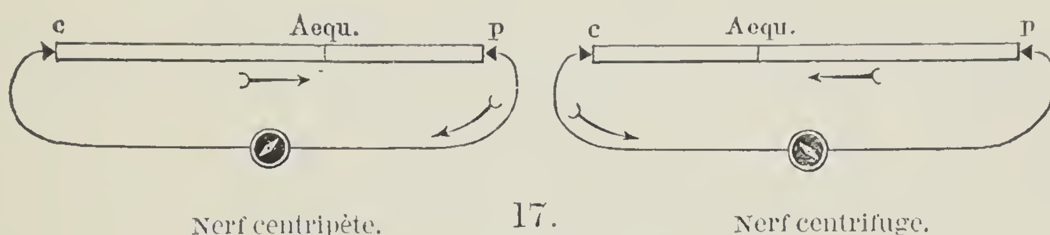
section transversale. Dans le nerf lui-même ce courant se dirige donc de la section transversale à la section longitudinale. Lorsqu'une onde d'excitation passe par le point de la section longitudinale où est appliqué l'électrode, ce courant diminue, présente une *variation négative*. Sur un nerf isolé suffisamment long, muni de deux sections transversales artificielles, on peut, pour chaque point de la section longitudinale, trouver un point correspondant de cette section présentant la même tension électrique; la boussole mise en communication avec de tels points ne signale aucun courant; si une onde d'excitation traverse alors le nerf, on observe que le point de la section longitudinale, où passe l'onde d'excitation, devient négatif par rapport à l'autre point. L'intervalle de temps, qui existe entre l'apparition des modifications électriques des deux points indiqués, combiné avec la distance comprise entre ces deux points, permet également de mesurer la vitesse de propagation de l'onde d'excitation. Cette méthode a fourni pour la vitesse de propagation de l'onde des valeurs identiques à celles obtenues par la méthode décrite plus haut.

L'intensité de la variation négative du courant nerveux peut être utilisée, au même degré que le raccourcissement ou la tension du muscle relié à ce nerf, pour mesurer l'intensité de l'excitation nerveuse. Elle paraît même être une expression plus fidèle de cette excitation ; en effet les excitants électriques qui, d'après l'effet produit sur le muscle, paraissent être maximaux, se montrent sous-maximaux par rapport à la variation négative, car on observe que la grandeur de la variation négative peut encore s'accroître, et même d'une manière considérable, alors que l'augmentation de l'intensité de l'excitant ne détermine pas une réaction musculaire plus forte.

On n'a pas encore observé avec certitude que la variation négative d'un nerf en excitation primaire ait déterminé l'excitation secondaire d'un nerf appliqué sur lui ; toutefois on a décrit une expérience assez difficile à réussir, qui indique la possibilité de l'existence de ce phénomène, analogue à l'excitation secondaire du nerf par le muscle que nous avons décrite plus haut. Voici cette expérience : les nerfs des grenouilles conservées dans un milieu froid et transportées ensuite dans une chambre chaude présentent un très haut degré d'excitabilité. Si on prépare le sciatique d'une telle grenouille, de manière que le nerf tibial reste en communication avec le gastrocnémien, et qu'en même temps il reste en rapport avec un bout assez long du nerf péronier, on peut observer, après une section fraiche du bout supérieur du sciatique, que l'excitation du nerf péronier, à l'aide d'un courant d'induction, détermine la contraction du gastrocnémien. Ayant évité avec soin toutes les erreurs qui pourraient provenir

de la diffusion du courant électrique, on ne saurait expliquer ce résultat qu'en admettant que la variation négative des fibres du péronier a agi, au niveau de la section fraîche du nerf sciatique, comme excitant des fibres du tibial. La fermeture d'un courant constant intense, qui passe à travers le péronier de cette même préparation, peut déterminer également, et même chez des grenouilles moins excitables, la contraction du gastrocnémien. Mais il est probable qu'ici c'est l'apparition d'un fort courant électrotonique, et non la variation négative, qui détermine l'excitation des fibres nerveuses voisines ; le phénomène décrit en dernier lieu constitue la *contraction paradoxale*.

Si on intercale dans le circuit d'une boussole les deux sections transversales fraîchement faites d'un nerf isolé, dans lequel les fibres centripètes et centrifuges sont mélangées, on ne constate aucun courant ; le courant le plus fort se manifeste lorsqu'un des électrodes est appliqué sur le milieu de la section longitudinale (équateur), et l'autre sur l'une des deux sections transversales : à ce point de vue ces deux dernières se comportent d'une manière identique. Si, au



Nerf centripète. 17. Nerf centrifuge.

Courant nerveux axial de du Bois-Reymond.

contraire, on prend un nerf, qui est composé le plus possible d'une seule de ces deux catégories de fibres nerveuses, et si on le munit de deux sections transversales artificielles, on observe que la section transversale centrale du nerf centripète se comporte négativement par rapport à la section transversale périphérique ; le contraire se présente avec les nerfs centrifuges. L'équateur ne se trouve pas alors au milieu des deux sections transversales : dans les nerfs centripètes il est rapproché de la section périphérique, et dans les nerfs centrifuges il est rapproché de la section centrale. On a constaté ce phénomène à toute évidence pour le nerf électrique purement centrifuge de la torpille et dans la racine médullaire postérieure de la grenouille, racine purement centripète. On peut interpréter ce phénomène en admettant que chaque nerf est traversé par un courant électrique, le *courant nerveux axial*, et en supposant que ce courant possède une direction contraire à celle suivie normalement par l'onde d'excitation. C'est la seule différence constatée objectivement, qu'on a pu démontrer jusqu'ici entre les fibres nerveuses centri-

fuges et les fibres nerveuses centripètes. Tant dans leur structure que dans leur mode respectif d'activité, ces deux catégories de fibres semblent être essentiellement identiques. La différence des résultats extérieurs qu'elles provoquent, ou la différence des activités subjectives qu'on peut constater en elles, semble dépendre surtout de la différence des appareils de réception et des appareils de réaction avec lesquels les fibres nerveuses sont reliées. Les phénomènes électrotoniques et les autres phénomènes électriques, à l'exception du courant nerveux axial, sont les mêmes dans les nerfs centripètes et centrifuges ; même les nerfs composés de fibres amyéliniques (nerf olfactif de poisson) se comportent comme les nerfs à fibres myéliniques.

Quoique chacune des différentes catégories de fibres nerveuses transmette d'ordinaire l'excitation seulement dans une direction, — l'excitation physiologique débutant en effet toujours à la même extrémité de la fibre nerveuse, — chaque fibre pourtant est à même de transmettre dans les deux directions une excitation provoquée *artificiellement* sur un point quelconque de son parcours : ce fait est désigné sous le nom de *conductibilité indifférente des nerfs*. Cette double conductibilité ne saute pas directement aux yeux, parce qu'une seule extrémité de la fibre nerveuse est en rapport avec un appareil à réaction ; mais différentes expériences permettent de démontrer son existence.

La plus frappante de ces expériences se rapporte à un nerf purement centrifuge et consiste en ce qui suit : chacun des deux nerfs électriques symétriques du malaptère prend son origine dans une seule cellule nerveuse extraordinairement grande ; son tronc se compose d'un seul cylindre-axe à grand diamètre ; les ramifications de ce cylindre-axe forment toutes les branches ainsi que les fibrilles terminales, de sorte que l'arbre cylindre-axile tout entier de ce nerf constitue un seul tout. Si l'on sectionne une branche de ce nerf et qu'on excite l'extrémité centrale, on provoque une décharge dans les parties de l'organe électrique innervé par les autres branches. Ce phénomène ne peut s'expliquer qu'en admettant que l'onde d'excitation s'est propagée en sens centripète, c'est-à-dire en sens inverse de la direction normale, jusqu'aux régions de la ramification du cylindre-axe, et de là dans une direction normale centrifuge.

La même explication s'applique à une autre expérience, qu'on peut instituer sur des matériaux plus facilement accessibles, mais dont les conditions ne sont pas aussi simples et dont la réussite dépend d'une circonstance qu'on ne peut dominer. Si l'on divise en deux languettes identiques, par une incision longitudinale pratiquée jusqu'à une certaine distance, l'une des extrémités du

couturier de la grenouille, il peut arriver que la section transversale de l'une des languettes détermine la contraction de faisceaux de fibres musculaires dans l'autre languette; si cela arrive, on ne peut l'expliquer qu'en admettant que des ramifications terminales d'une même fibre nerveuse primitive sont répandues dans les deux languettes et que de cette manière l'excitation nerveuse, produite par la section transversale dans certaines ramifications nerveuses terminales de l'une des languettes, s'est propagée en sens centripète et a communiqué ainsi l'état d'excitation à des branches terminales de l'autre languette. Malheureusement on n'a pas en son pouvoir de faire l'incision longitudinale de telle manière que des branches terminales d'une même fibre nerveuse primitive soient conservées dans chacune des languettes. Toutefois cette expérience, si elle réussit, constitue une bonne preuve en faveur de la double conductibilité dans les fibres nerveuses motrices; si elle ne réussit pas, on ne peut rien conclure en sens contraire.



18.

Expérience des deux languettes musculaires (Kühne).

Comme la modification de l'état électrique, que nous avons appris à connaître sous le nom de variation négative, est liée certainement à l'état d'excitation du nerf, on peut tirer de la propagation de ce phénomène une preuve en faveur de la double conductibilité nerveuse. Si on munit un nerf composé seulement d'une catégorie de fibres nerveuses, par exemple, de fibres centripètes seules, comme le nerf olfactif, de deux sections transversales artificielles, une section centrale et une section périphérique, on peut démontrer, en intercalant dans le circuit de la boussole la section centrale et un point de la section longitudinale, que la variation négative est produite par une excitation appliquée sur le nerf dans le voisinage de la section périphérique, ce à quoi il fallait s'attendre, puisque l'onde d'excitation se propage dans ce cas dans la direction de la conductibilité normale; mais alors même qu'on renverse la disposition de l'expérience, et qu'ainsi l'excitation s'établit dans le voisinage de la section centrale, on observe encore que le courant, existant dans la partie périphérique du nerf entre la section périphérique et un point de la surface longitudinale, subit la variation négative. L'onde d'excitation s'est donc propagée ici dans une direction centrifuge à travers le nerf centripète.

On s'est donné énormément de peine pour démontrer l'existence de la double

conductibilité dans les nerfs par un autre genre de preuves; on a ainsi mis au jour des faits très remarquables, sans atteindre toutefois le but proposé. On réussit, chez les animaux à sang chaud, à souder ensemble le bout central du nerf lingual sectionné avec le bout périphérique du nerf hypoglosse également sectionné. Quand cette soudure s'est établie, on divise le lingual en un point situé centralement par rapport à sa soudure avec l'hypoglosse, et on obtient ainsi un segment de nerf qui est composé dans sa périphérie des fibres centrifuges de l'hypoglosse et dans sa partie centrale des fibres centripètes du lingual. L'excitation de la partie linguale de ce nerf détermina des mouvements de la langue, et on en conclut que les fibres centripètes du lingual communiquaient l'excitation en direction centrifuge aux fibres de l'hypoglosse avec lesquelles il est soudé et que les fibres de l'hypoglosse conduisaient ensuite cette excitation dans une direction normale jusqu'aux muscles de la langue. Comme le segment du lingual, utilisé dans cette expérience, était pris dans la région située en dessous du point de départ des fibres centrifuges de la corde du tympan se rendant à la glande salivaire sous-maxillaire, on crut avoir affaire à une partie du nerf qui ne renfermait plus de fibres centrifuges; mais on a démontré que cette supposition était erronée; car le nerf lingual renferme des nerfs vaso-dilatateurs pour les vaisseaux de la langue. Dans l'expérience précitée il se peut donc qu'on ait eu seulement une soudure de fibres centrifuges du lingual avec des fibres de l'hypoglosse.

Certes les fibres centripètes et centrifuges se comportent apparemment d'une manière différente en face des différents excitants artificiels; mais la différence repose seulement sur la différence des appareils de réaction, avec lesquels l'une et l'autre catégorie sont reliées. Le choc ou le froid, appliqués sur le nerf cubital à la région du coude, produisent des sensations dans la région à laquelle ce nerf communique la sensibilité, tandis que les muscles innervés par ce même tronc nerveux restent à l'état de repos. On peut, à l'aide d'une solution concentrée d'ammoniaque, tuer le nerf moteur de la grenouille, sans provoquer la contraction des muscles correspondants; cette même solution, appliquée sur le nerf vague du lapin, provoque dans ce dernier des excitations qui se communiquent au système nerveux central, et influent de là les mouvements respiratoires. Une température en dessous de 0° produit un effet inverse. On peut par la congélation transformer le nerf vague en une masse solide, sans provoquer de modifications dans les mouvements respiratoires; si le nerf sciatique de la grenouille passe à l'état de congélation, il survient des contractions intenses dans les muscles correspondants.

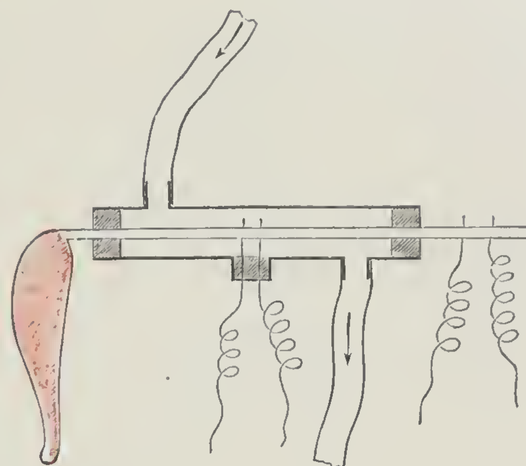
Une autre expérience très simple, démontrant que les fibres centrifuges et centripètes se comportent apparemment d'une manière différente en face d'une même influence, se fait de la manière suivante : Chez une grande grenouille on isole d'un côté, sur toute l'étendue de la cuisse, le nerf sciatique et on le sectionne en son milieu. On désarticule ensuite l'articulation coxo-fémorale, de sorte qu'il ne reste plus de ce membre que le segment central du sciatique qui soit relié avec l'animal. Tous les muscles de la cuisse sont enlevés sur le membre sectionné et on obtient ainsi une préparation qui se compose du fémur avec la jambe et un segment de nerf sciatique. Sur cette dernière préparation on peut étudier comment se comportent les fibres nerveuses centrifuges et sur l'autre partie de l'animal, ou sur le segment central du sciatique, on pourra voir comment se comportent les fibres centripètes. Or, si on plonge les deux segments du sciatique dans une solution physiologique de chlorure de sodium, ayant 40° C, on remarque que le membre sectionné reste en repos, tandis que l'animal exécute des mouvements ; si ensuite on fait agir sur ces mêmes segments une solution concentrée de chlorure de sodium, les effets sont inverses : le membre sectionné entre en contraction et l'animal reste à l'état de repos. Il peut paraître, au premier coup d'œil, que les fibres centripètes sont seules excitées par une élévation de température portée à 40° C, et que la solution concentrée de chlorure de sodium excite seulement les fibres centrifuges, tandis qu'elle laisse les fibres centripètes à l'état de repos.

Cependant comme nous ne connaissons pas de différence morphologique ou chimique ni de différence fonctionnelle autre que celle révélée par l'expérience précédente, nous devons conserver des doutes sérieux sur l'exactitude de la conclusion qu'on voudrait en déduire ; en outre, si nous essayons une explication, il faudra se conformer au principe du concept le plus simple, et se tenir à la supposition que le processus de l'excitation, qu'il se passe dans les fibres centripètes, ou dans les fibres centrifuges, reste toujours, au fond, de même nature et ne peut présenter que des différences quantitatives. La seule différence, qu'on pourrait désigner comme qualitative, porterait sur le mode d'évolution dans le temps de l'intensité d'excitation ; en effet, on peut très bien se représenter que le processus d'excitation, produit à la température de 40° C, évolue dans toutes les fibres nerveuses avec un rhythme égal ; mais que ce rhythme diffère de celui provoqué par la solution concentrée de chlorure de sodium, et que les appareils de réaction des fibres centrifuges entrent en activité sous l'influence d'un rhythme autre que les appareils de réaction des fibres centripètes.

Nous avons plus haut reconnu aux fibres nerveuses, comme propriétés fondamentales, l'excitabilité et la conductibilité ; s'il paraît au premier aspect très facile de séparer la notion de ces deux propriétés, il est pourtant difficile de bien fixer leurs relations. Evidemment la fonction, par laquelle la fibre nerveuse rend des services à l'organisme, est la conductibilité ; lorsque nous examinons expérimentalement l'excitabilité de la fibre nerveuse, nous introduisons toujours des conditions qui n'existent pas dans l'organisme normal ; on pourrait s'imaginer que la fibre nerveuse ne réagit sous l'influence d'aucun de nos excitants et qu'elle réalise malgré cela, d'une manière parfaite, le but de sa raison d'être ; en effet, l'excitation ne surgit jamais normalement sur le parcours du nerf, mais toujours elle lui est communiquée par l'appareil terminal existant à l'une des extrémités. De fait, on a prétendu que certaines catégories de fibres du système nerveux central ne sont pas excitables, mais seulement aptes à conduire l'excitation. Expérimentalement on peut aussi modifier le nerf périphérique de telle manière que sa conductibilité soit changée d'une manière autre que sa propriété d'être excité par un stimulant artificiel. Il faut cependant se tenir à l'idée que le processus de la conductibilité peut difficilement être compris si l'on n'admet pas que l'état d'excitation survenu dans une section transversale agit comme excitant sur la section voisine ; ainsi la conductibilité nous apparaît comme une forme particulière de l'excitabilité, c'est-à-dire celle qui est développée par des influences qui agissent sur la fibre nerveuse dans la direction de son axe longitudinal. D'autre part, tous les moyens artificiels, que nous employons pour examiner l'excitabilité des nerfs, agissent sur la substance nerveuse particulièrement selon la direction transversale.

Une apparence de séparation entre la *conductibilité et l'excitabilité du nerf* se trouve suscitée par l'expérience suivante : on fait passer le nerf d'une préparation neuro-musculaire de grenouille à travers un tube en verre fermé à ses deux extrémités par de l'argile plastique, cette dernière ayant été pétrie avec la solution physiologique de chlorure de sodium ; la masse molle de l'argile entoure le nerf sans le comprimer, et ferme en même temps hermétiquement le tube en verre. Ce dernier est muni, en deux points diamétralement opposés, d'un tube latéral qui permet de faire circuler des gaz ; il possède en outre une troisième branche latérale par laquelle passe, à travers une fermeture hermétique, une paire d'électrodes en platine ; une seconde paire d'électrodes est appliquée sur le nerf en un point plus central que cette petite chambre à gaz. On détermine d'abord le seuil de l'excitant pour la stimulation du nerf au-dessus et à l'intérieur

de la chambre à gaz ; on fait ensuite circuler à travers celle-ci, de l'acide carbonique ; or une nouvelle expérience démontre que le seuil de l'excitant s'élève rapidement à l'intérieur de la chambre à gaz, c'est-à-dire qu'il faut avoir recours à des excitants de plus en plus forts pour obtenir un effet minimal. Entretemps le seuil de l'excitant au-dessus de la chambre à gaz ne se modifie d'abord pas, ou s'élève en tout cas plus lentement. Survient ensuite un moment où le muscle ne réagit plus, lorsque l'on fait agir sur le nerf situé dans l'atmosphère d'acide carbonique de forts excitants, tandis que des excitants relativement faibles appliqués plus haut produisent encore un effet très notable. Ainsi donc cette partie du nerf, qui a été exposée à l'influence de l'acide carbonique, conduit encore très bien une excitation qui a surgi dans une autre région, tandis qu'elle-même est insensible à l'excitant électrique, et aussi, comme nous pouvons l'ajouter, à l'excitant mécanique. Si on fait circuler à travers la chambre à gaz des vapeurs d'alcool, on observe le phénomène inverse : la conductibilité nerveuse diminue plus rapidement que l'excitabilité ; on peut même observer ici que l'excitabilité augmente au début, alors que la conductibilité a déjà commencé à s'abaisser rapidement. Dans ce dernier cas l'élévation de l'excitabilité est plus marquée si on emploie le dispositif approprié pour que le courant d'excitation traverse le nerf surtout dans la direction transversale, et non dans la direction longitudinale, ainsi qu'il arrive quand on applique les électrodes de la manière habituelle.



19.

Expérience de Grünhagen pour ce qui concerne la différence entre l'excitabilité et la conductibilité nerveuses.

Toutefois cette séparation apparente de la conductibilité et de l'excitabilité ne nous permet pas de conclure à l'existence de la conductibilité sans excitabilité ; mais nous devons plutôt admettre que la substance nerveuse possède une sensibilité différente pour les influences longitudinales et pour les influences transversales, et que différents moyens peuvent modifier différemment, dans l'une ou l'autre direction, cette sensibilité. Le fait que l'excitabilité est surtout augmentée pour le courant transversal sous l'influence des vapeurs d'alcool, démontre avec certitude que le nerf est, non seulement sensible à l'action de courants longitudinaux, mais qu'il l'est également à l'action de courants transverses.

La conductibilité du nerf exige, et c'est la seule condition requise, que la continuité existe dans le cylindre-axe : les fibres nerveuses du système nerveux central ne possèdent pas la gaine de Schwann; nombre de fibres nerveuses, centrales et périphériques, spécialement les fibres dites sympathiques, sont dépourvues de la gaine myélinique; dans toutes les fibres nerveuses périphériques à myéline la gaine médullaire est interrompue au niveau de chaque étranglement de Ranvier, et toutes ces fibres conduisent l'excitation. Par contre, si on sectionne une fibre nerveuse au moyen d'un instrument aussi tranchant qu'on veut et qu'on met immédiatement en contact les deux sections aussi intimement que possible, le pouvoir de conduire l'excitation n'en est pas moins supprimé, tandis que la propriété de conduire le courant électrique est à peine modifiée.

Pour les services que les nerfs doivent rendre dans l'organisme, l'*isolement* de l'excitation est aussi essentiel que la continuité de la conduction. Presque chaque nerf comprend pêle-mêle des fibres d'origine très différente et qui contribuent aux fonctions les plus diverses, de sorte que, si l'excitation d'une fibre pouvait se transmettre à la fibre voisine, il en résulterait un désordre sans remède. Aussi ce n'est que dans des circonstances tout à fait particulières, dont nous avons appris plus haut à connaître un exemple dans la contraction paradoxale, qu'on réussit à voir des modifications d'une catégorie de fibres nerveuses agissant comme excitant sur d'autres fibres nerveuses contenues dans le même tronc. Il ne peut donc subsister aucun doute sur le fait que le processus d'excitation, qui parcourt d'une manière normale une fibre nerveuse, laisse intacts les conducteurs voisins, et que seules les ramifications terminales de cette fibre nerveuse excitée se trouvent mis dans le même état d'activité.

Une autre question est celle de savoir si chaque cylindre-axe constitue une seule unité d'excitation, ou bien si la striation longitudinale qu'on peut y déceler correspond à un système de fibrilles dont chacune pourrait conduire isolément l'excitation : cette dernière alternative semble devoir être écartée.

En effet, pour les fibres motrices qui présentent les rapports les plus simples, chaque cylindre-axe prend son origine en totalité dans une seule cellule nerveuse des centres; à la périphérie ce cylindre-axe se divise, et forme les ramifications terminales, dont les sections dans leur ensemble dépassent de loin la section du cylindre-axe avant sa subdivision. On comprendrait difficilement ce fait, si la ramification du cylindre-axe consistait simplement dans la séparation des fibrilles ayant chacune une conductibilité isolée. De même, l'hypothèse d'une conduction isolée dans les fibrilles du cylindre-axe se concilie

difficilement avec l'expérience, que nous avons décrite plus haut, faite avec le nerf électrique du malaptérure, et que nous avons alléguée comme preuve en faveur de la conductibilité dans les deux directions. Le renversement du trajet de l'excitation (de la direction centripète à la direction centrifuge) ne peut être compris qu'en admettant la continuité parfaite de la conduction dans la substance cylindre-axile.

On sait que le cylindre-axe de la ramification nerveuse terminale pénètre à travers le sarcolemme et qu'il existe un appareil nerveux terminal hypolemmal : ce fait est d'une importance majeure pour le concept qu'on doit se faire sur la manière d'après laquelle l'*excitation se communique de la fibre nerveuse à la fibre musculaire*. Aussi longtemps qu'on était forcé de se borner aux terminaisons nerveuses épilemmales, il devenait difficile de se figurer comment l'excitation pouvait se propager à travers le sarcolemme, qui constitue une couche non excitable. Il y avait donc des motifs pour admettre que la transmission se faisait grâce à la variation négative qui accompagne l'excitation du nerf. En effet, chez divers animaux, tels que les poissons électriques, des réactions très considérables sont produites par des différences de tension électrique qui se développent, sous l'influence des nerfs, dans des organes spéciaux, avec lesquels ces derniers sont en communication, c'est-à-dire dans les organes électriques. Quoique la plaque nerveuse terminale elle-même ne soit pas l'homologue de la plaque électrique (c'est la fibre musculaire qui réalise cette homologie), on pouvait discuter la possibilité de l'existence d'un choc électrique analogue à celui de la plaque électrique, qui partirait de la plaque nerveuse terminale épilemmale et qui transmettrait à travers le sarcolemme l'excitation du nerf au muscle *(hypothèse de la décharge)*. Mais depuis que nous savons que la plaque nerveuse motrice terminale est située au dedans du tube sarcolemmatique, il n'existe plus de raisons pour admettre cette hypothèse. Néanmoins il n'est pas démontré que la substance cylindre-axile soit en continuité directe avec la substance musculaire excitable ; mais ce qui se trouve entre les deux substances est de nature protoplasmatique et peut être également capable d'éprouver l'excitation. L'hypothèse d'un processus électrique, servant à la transmission de l'excitation à la fibre musculaire, n'est pas seulement superflue ; mais il est en outre difficile de la concilier avec d'autres faits d'observation ; d'abord, on a pu déterminer, avec assez de certitude, que la transmission de l'excitation du nerf au muscle exige un temps qui, malgré sa courte durée, peut néanmoins être mesuré ; ensuite, on ne peut douter du fait que l'excitation de chaque fibre nerveuse se transmet seulement à la fibre musculaire

correspondante, c'est-à-dire à celle qui reçoit sa terminaison hypolemmale. Ce dernier phénomène prouve surtout contre l'hypothèse de la décharge, quelle que soit la forme qu'on lui donne ; en effet, puisque l'isolement de la conductibilité persiste aussi pour les excitations maximales, il faudrait admettre l'existence de dispositifs spéciaux qui empêcheraient que des courants actifs ne diffusent sur les fibres musculaires voisines.

Le retard que subit l'excitation lors de son passage du nerf au muscle se comprend le plus aisément, si on admet l'existence d'une substance intermédiaire dans laquelle le nerf provoque un processus chimique dont le produit exciterait la substance musculaire. Le protoplasme, non différencié et renfermant des noyaux, qui accompagne la terminaison hypolemmale du cylindre-axile, pourrait être le siége de cette réaction, alors même qu'il ne se présenterait pas toujours sous la forme d'une couche fondamentale particulière, placée entre le cylindre-axe et la substance musculaire. Le processus d'excitation de la substance cylindre-axile, qu'il faut se représenter comme étant de nature chimique, pourrait aussi agir directement sur la substance musculaire ; le retard pourrait provenir de ce que ce processus évolue dans la substance cylindre-axile ramifiée des plaques, autrement que dans le cordon cylindre-axile de la fibre nerveuse primitive ; le retard pourrait enfin être dû à ce que le processus devrait avoir atteint, dans l'expansion terminale cylindre-axile, un certain degré d'intensité, avant que son produit puisse exercer l'action stimulante. Assurément on peut encore douter que la couche fondamentale des plaques terminales soit chargée de transmettre chacun des processus d'excitation ; beaucoup de raisons tendent cependant à faire admettre que la propriété permanente de la transmission de l'excitation est liée à la substance de cette couche. De tous les processus dont se compose l'excitation dans la préparation neuro-musculaire, celui de la transmission de l'excitation du nerf au muscle est le plus infidèle. Ce point de liaison entre le nerf et le muscle est altéré de loin le plus tôt par toutes les influences qui altèrent la préparation neuro-musculaire. L'énervation du muscle à l'aide du curare, que nous avons mise à profit lors de l'étude de la substance musculaire proprement dite, repose sur la paralysie des terminaisons nerveuses produite par ce poison. Nous avons vu alors que la substance musculaire elle-même n'est pas altérée par le curare, et l'on peut aussi démontrer facilement que l'absence de réaction du muscle curarisé, sous l'influence de forts courants électriques appliqués sur son nerf, ne provient pas de la paralysie de la fibre nerveuse elle-même ; on peut, en effet, observer dans ce nerf une variation négative tout aussi intense qu'avec la même préparation non curarisée. En

outre, les fibres nerveuses centripètes ne sont pas paralysées par le curare. On le démontre de la manière suivante : Si on curarise une grenouille, dont une des extrémités postérieures a été soustraite à l'influence du poison par la ligature de l'artère iliaque, et qu'on met ensuite à nu le nerf sciatique de l'autre extrémité, on observe que la tétanisation de ce dernier ne provoque pas la contraction des muscles correspondants, tandis que, par l'excitation de ses fibres sensitives, on détermine, grâce à une transmission dans la moelle épinière, des mouvements du membre dont l'artère iliaque a été liée.

La ligature de l'aorte abdominale détermine rapidement chez les animaux à sang chaud la paralysie motrice des extrémités, tandis que les nerfs sensitifs conservent encore, pendant un certain temps, leur excitabilité, et que les muscles sont encore bien longtemps directement excitables. On peut démontrer également que les terminaisons nerveuses subissent la fatigue beaucoup plus vite que les fibres nerveuses et musculaires. Tout cela nous indique que, au point de réunion du nerf et du muscle, se trouve une substance qui possède un agencement chimique autre que les substances cylindre-axile et musculaire et dans laquelle s'opère un échange nutritif intense.

La fibre nerveuse elle-même semble être pour ainsi dire *infatigable* aussi longtemps qu'elle reste en communication normale avec ses terminaisons. On peut le démontrer de la manière suivante : On isole chez deux chats un des nerfs sciatiques ; on curarise suffisamment l'un des chats pour que la paralysie motrice existe, mais pas à ce degré qu'il ne puisse se rétablir, en pratiquant la respiration artificielle. En outre on peut insensibiliser ces animaux par l'administration de fortes doses de morphine. Si on tétanise alors les deux nerfs mis à nu, on détermine dans l'extrémité correspondante de l'animal non curarisé de fortes contractions, qui peu à peu diminuent et disparaissent. L'extrémité correspondante de l'autre chat curarisé reste évidemment à l'état de repos pendant que son nerf sciatique est soumis à une tétanisation de même intensité. On continue, sans interruption et avec la même intensité, à appliquer les courants tétanisants sur les deux nerfs. Lorsque, après un intervalle de une à deux heures, l'animal curarisé se remet de son empoisonnement, sa patte entre en tétanos, tandis que l'extrémité de l'autre animal se trouve depuis longtemps dans le relâchement. Les terminaisons nerveuses sont épuisées dans le membre de ce dernier animal, tandis que le curare a préservé de l'épuisement les extrémités nerveuses de l'autre membre ; celles-ci sont ainsi en état de réagir sous l'influence des excitations non affaiblies, qui lui sont amenées par les nerfs tétanisés sans relâche. On peut encore, dans des expé-

riences de ce genre, prévenir la fatigue des terminaisons nerveuses dans le muscle en faisant passer un courant constant à travers le segment de nerf compris entre le muscle et la région du nerf tétanisé : un anélectrotonus suffisamment intense empêche que l'excitation se communique, à travers le nerf, du point d'excitation au muscle. On tétanise en même temps, comme contrôle, un autre nerf sciatique sans produire l'anélectrotonus : lorsque l'excitant tétanisant est devenu, chez ce dernier, inactif à cause de la fatigue, on fait cesser l'anélectrotonus sur le second nerf, et on observe alors que la patte correspondante entre dans un état tétanique aussi intense que si on venait de commencer la tétanisation de son nerf. Les phénomènes acoustiques que peut provoquer dans le téléphone la variation négative de l'excitation du nerf, prouvent également que ce dernier est excitable pendant des heures, et qu'un nerf excité ne meurt pas plus tôt qu'un nerf laissé en repos.

L'infatigabilité, au moins relative, des fibres nerveuses indique que l'échange nutritif se fait en elles dans une faible mesure, d'autant plus que la vascularisation des nerfs est peu développée. Aussi n'a-t-on pas réussi à démontrer que la production de chaleur ou d'acide accompagne dans le nerf son excitation ou lui succède. Nous devons cependant admettre que l'excitation dans le nerf est liée à un processus chimique ; car d'abord la constitution physique du nerf n'est pas telle que nous puissions lui attribuer la conductibilité ondulatoire d'un changement d'état mécanique, et ensuite les modifications électriques qui accompagnent l'excitation indiquent, de leur côté, l'existence d'un processus chimique.

On peut donc admettre que l'intensité du processus chimique dans les fibres nerveuses est toujours peu considérable, même lorsque les excitations sont fortes et prolongées ; c'est que, en effet, la quantité de travail à fournir est petite : il ne s'agit que de provoquer dans les terminaisons nerveuses un processus de détente, et il suffit d'une incitation minime pour déterminer dans une substance chimique à constitution instable un processus de grande intensité. Qu'on se rappelle l'inflammation d'une masse explosible à l'aide d'une faible étincelle électrique ; qu'on se rappelle encore le rapport qui existe entre l'énergie chimique consommée par la mèche et la quantité de travail produite par la masse explosible. Toujours est-il que le processus d'excitation dans la fibre nerveuse doit être accompagné d'une consommation d'énergie, et que cette dernière est telle qu'elle donne naissance à des produits chimiques de décomposition, dont la chaleur de combustion est moins grande. Mais il reste très étonnant qu'on n'ait pu découvrir dans les nerfs, même après une excitation intense et prolongée, aucun de ces produits. L'infatigabilité des fibres nerveuses indique

également que leur excitation ne modifie pas d'une manière permanente la constitution chimique de leur substance. On ne peut bien comprendre ce phénomène, qu'en admettant que la réintégration de la substance d'une section tranversale, modifiée par l'excitation, se fasse à l'instant aux dépens de la section voisine et que sur cette restitution repose la propagation de l'excitation.

La transformation chimique qui débute dans l'appareil terminal où l'excitation prend son origine, pourrait modifier la constitution des molécules dans la section voisine, de telle manière que des affinités deviennent libres dans ces molécules, que ces affinités se saturent aux dépens de la série voisine de molécules, et ainsi de suite, de sorte qu'un produit de désassimilation, provenant de la décomposition moléculaire de la substance nerveuse, n'apparaîtrait qu'à l'autre extrémité du nerf et que ce produit transmettrait l'excitation à des substances de constitution différente (substance musculaire). Ce serait à ce dernier endroit que la fatigue surviendrait le plus rapidement, et ici devraient intervenir des processus spéciaux, pour entretenir, d'une manière continue, le fonctionnement. Le protoplasme à noyaux et non différencié, qui est accumulé autour des terminaisons nerveuses hypolemmales, chez les animaux à sang chaud, pourrait être le substratum de ce processus; ainsi l'intégrité chimique de la substance nerveuse dépendrait en première ligne de processus, qui sont entretenus par les extrémités des fibres nerveuses, et ce serait seulement à ces endroits qu'on devrait s'attendre à des relations étendues avec le courant sanguin, qui a pour fonction d'éliminer les produits de désassimilation et d'apporter de nouveaux matériaux pour l'assimilation. En effet, nous avons déjà constaté que les troncs nerveux possèdent une vascularisation peu développée, tandis que les appareils nerveux terminaux sont pourvus d'un riche réseau vasculaire.

Les fibres nerveuses ne conservent leur fonctionnement régulier qu'à la condition de garder leur rapport normal avec certains appareils terminaux; si l'on résèque, chez les animaux à sang chaud, un segment de nerf moteur sans provoquer d'autres altérations dans l'organisme, il n'est plus possible, après trois jours environ, de provoquer la contraction des muscles correspondants par l'excitation du nerf, quoique le muscle réagisse encore bien sous une excitation directe. En ce moment aucune modification histologique profonde ne peut être constatée avec certitude, si ce n'est dans le voisinage de la section; à ce niveau est survenue une altération des fibres nerveuses, qui — chose remarquable — s'étend seulement dans chaque fibre jusqu'au plus proche étranglement de Ranvier. Ce phénomène tend à faire admettre que chaque segment de la fibre

nerveuse a conservé une certaine indépendance dans les conditions de sa vitalité par rapport aux segments voisins, ainsi que, d'autre part, la disposition régulière des noyaux permet de conclure, quant à la genèse de chaque segment, qu'il se serait développé aux dépens d'une seule cellule. Néanmoins cette indépendance n'est que relative : c'est ce qui ressort de la disparition rapide du fonctionnement, comme aussi de l'altération histologique qui survient peu à peu dans les fibres nerveuses du bout périphérique. L'altération qui accompagne la dégénérescence des fibres nerveuses se démontre le plus clairement environ trois à quatre semaines après la section. Le cylindre-axe a disparu ; la gaîne médullaire s'est transformée en granulations, et au lieu d'un noyau unique, on en constate dans chaque segment un grand nombre, qui sont entourés d'une masse notable de protoplasme granuleux. La gaîne de Schwann est conservée. Plus tard survient la régénération, pendant laquelle les cylindre-axes du bout central se développent à l'intérieur des gaînes de Schwann du bout périphérique ; plus tard encore, lorsque la continuité de la substance cylindre-axile s'est reformée, survient la restitution de la gaîne médullaire ; pendant tout ce temps la partie du nerf restée en communication avec le centre n'a subi aucune modification de structure.

La préparation neuro-musculaire des animaux homœothermes, isolée de l'organisme, cesse de réagir sous l'excitation du nerf au bout de peu de minutes, ce qui provient de la disparition du fonctionnement des terminaisons motrices ; car le nerf lui-même présente encore, pendant un certain temps, la variation négative, et le muscle reste excitable directement tout aussi longtemps, et même plus. On peut retarder quelque peu la mort de la préparation neuro-musculaire des animaux à sang chaud en abaissant, avant de tuer l'animal, autant que possible sa température interne : ses tissus se comportent alors comme ceux des animaux à sang froid. On peut tenir à l'état de survie les nerfs et les muscles de toute une extrémité des animaux à sang chaud, en faisant circuler, à travers les vaisseaux correspondants, du sang ayant la température du corps, particularité qu'on utilise pour certaines séries d'observations.

Ce qui meurt d'abord dans une préparation neuro-musculaire de grenouille, ce ne sont point les terminaisons nerveuses ; la mort progresse lentement du niveau de la section vers la périphérie. Les altérations qui surviennent déterminent, pendant une première période, une augmentation de l'excitabilité, ensuite une diminution de cette propriété. Le processus d'altération ne se propage pas d'une manière uniforme du niveau de la section vers la périphérie ; mais les régions situées plus vers la périphérie, là où des branches latérales ont été sectionnées

lors de la préparation, subissent plus rapidement que des régions plus centrales la modification cadavérique ; à ce niveau l'excitabilité disparaît plus rapidement que la conductibilité ; on observe donc alors que le tronc nerveux peut devenir, au point de départ de branches latérales, insensible à l'influence directe d'un courant électrique, pendant qu'il conduit encore très bien l'excitation provoquée dans une région plus centrale.

D'ailleurs, même à l'état frais, l'excitabilité n'est pas distribuée le long du nerf sciatique d'une manière telle qu'on peut s'en rendre compte au premier coup d'œil ; les variations relativement compliquées qu'elle présente se laissent le mieux grouper en partant du point de vue qui suit : toute section transversale fraîche, tant du tronc nerveux que de ses branches, détermine dans le nerf l'existence de courants, qui, à l'intérieur des fibres, circulent de la section transversale à la section longitudinale, tandis qu'ils se dirigent de la section longitudinale à la section transversale dans les substances adventitielles qu'on peut considérer comme un circuit appliqué sur les fibres nerveuses. Les endroits voisins de sections transverses se comportent comme s'ils étaient en catélectrotonus ; la fermeture d'un courant ascendant est ici plus active que celle d'un courant descendant, etc.

D'autres particularités viennent compliquer encore le phénomène : comme nous l'avons déjà vu, les fibres dégénèrent et meurent beaucoup plus vite depuis l'endroit de leur section jusqu'au plus proche étranglement de Ranvier, que dans le reste du parcours ; ensuite le courant nerveux diminue et devient nul à mesure que la mort atteint l'extrémité du segment interannulaire directement lésé ; mais si l'on pratique une nouvelle section assez près de la première, on voit réapparaître le courant nerveux à peu près avec son intensité primitive, en même temps que l'excitabilité dans le voisinage de la nouvelle section redevient plus grande.

Une question d'importance capitale est celle de savoir si l'intensité de l'onde d'excitation, qui parcourt la fibre nerveuse, augmente, reste la même ou diminue. On a prétendu qu'elle augmentait d'une manière régulière, analogue, comme on l'a dit, à une avalanche. Mais si l'augmentation en avalanche était liée dans une certaine mesure à l'évolution du processus d'excitation, il faudrait que nous changions la manière dont nous nous sommes représentés son processus chimique ; en effet, cette augmentation en avalanche ne peut se faire qu'en consommant des substances tout le long du trajet parcouru, et il serait d'autant plus étonnant qu'on ne parvienne pas à découvrir l'indice d'un tel échange nutritif. De fait, il n'est pas démontré péremptoirement que cette augmentation en avalanche se présente régulièrement ; car, si l'on observe

qu'un excitant, agissant sur une région plus centrale du nerf, détermine une réaction musculaire plus intense, on peut toujours attribuer le phénomène à une modification temporaire de l'excitabilité survenue dans le voisinage de la section transverse.

La constitution chimique de la substance nerveuse vivante est inconnue. Toutefois on a isolé de la substance blanche du système nerveux central, composée surtout de fibres myéliniques, des composés chimiques très intéressants. En première ligne nous trouvons le protagon ; sa solubilité dans l'alcool chaud et son insolubilité dans l'alcool froid et l'éther permettent qu'on l'extrait de la substance blanche, sans produire des altérations profondes ; il renferme, à côté d'une grande quantité de carbone, de l'hydrogène et de l'oxygène, de l'azote et du phosphore. On peut sans doute le considérer comme un composé chimique défini, qui fournit, à son premier degré de décomposition, de la cérébrine et de la lécithine. L'ébullition de la cérébrine avec de l'acide sulfurique donne naissance à un sucre, la cérébrose, qui serait identique à la galactose. La lécithine, qui se forme par décomposition du protagon, renferme, au moins en grande partie (probablement pas en totalité), le phosphore contenu dans le protagon ; en se décomposant ultérieurement, elle donne de l'acide phosphoglycérique. Le protagon, la lécithine et la nucléine sont les seules substances de l'organisme qui renferment du phosphore. La nucléine constitue une partie essentielle de tous les noyaux cellulaires, y compris les noyaux de la gaîne de Schwann, tandis que la lécithine se présente dans toutes les cellules capables de développement. A côté de la lécithine renfermée dans la molécule du protagon, il existe encore, dans la gaine médullaire des fibres myéliniques, de la lécithine à l'état libre ; c'est à l'existence de cette dernière que la moelle nerveuse doit la propriété de se colorer par l'acide osmique et de se gonfler dans l'eau. En vertu de cette dernière propriété les fibres nerveuses, dissociées dans l'eau, présentent à leurs extrémités des formations spéciales en boule, qu'on appelle *formations myéliniques*. On peut conclure que la myéline n'est autre que de la lécithine, qui, au point de vue chimique, est à l'état libre ou bien combinée d'une manière instable (tellement que l'eau peut déjà dissocier cette combinaison). La substance blanche de la masse cérébrale à l'état sec renferme environ 10 % de lécithine et autant de cérébrine. Quantitativement c'est la cholestérine qui occupe le premier rang : la substance blanche à l'état sec en renferme environ 52 %. Elle est identique avec la cholestérine des calculs biliaires.

Après que, avec l'alcool chaud et l'éther, on a épuisé la substance blanche

du cerveau desséché, il reste environ 28 % de résidu, composé surtout des substances albuminoïdes. Environ un sixième de ce résidu est formé par une substance voisine de la kératine, la neuro-kératine. Cette dernière résiste très bien aux différents acides, aux différents alcalis et aux autres dissolvants, et n'est pas digérée par la trypsine à la température du corps ; elle se dissout par l'action de la potasse caustique ou de l'acide sulfurique concentré. Si on la fait bouillir avec de l'acide sulfurique, elle se décompose en tyrosine et en leucine, tout en donnant plus de tyrosine et moins de leucine que la corne de bœuf. La neuro-kératine renferme environ 3 % de soufre. On connaît très peu de chose sur la nature des autres matières albuminoïdes renfermées dans la substance nerveuse blanche. Le cylindre-axe se compose, en grande partie, de substances albuminoïdes ; en tenant compte de la manière dont il se comporte vis à vis des réactifs, il est à peine possible d'en douter ; mais on ignore quelles autres substances, à part l'eau, entrent dans sa composition. De même, il n'est pas possible d'indiquer quel groupe de matières albuminoïdes fait partie du cylindre-axe vivant et quel groupe fait partie du cylindre-axe mort. Le rétrécissement considérable que subit le cylindre-axe sous l'influence de l'alcool, indique que ces substances albuminoïdes renferment une quantité considérable d'eau.

Après qu'on a traité le nerf par l'alcool chaud et l'éther, on voit apparaître dans l'espace compris entre le cylindre-axe rétréci et la gaine de Schwann, une charpente fibrillaire formée par la neuro-kératine.

Jusqu'ici on n'a pas fait l'analyse des cendres de la substance nerveuse blanche ou d'autres masses formées de fibres nerveuses myéliniques.

Outre les fibres nerveuses, le système nerveux est constitué par des *cellules nerveuses*, nommées encore cellules ganglionnaires. D'une manière générale, on peut se représenter les cellules nerveuses comme des pièces de raccordement entre les fibres nerveuses. La disposition la plus simple des cellules nerveuses, intercalées sur le trajet des fibres, nous est donnée par les ganglions spinaux chez les poissons. Ici la cellule nerveuse paraît tout simplement relier les deux fibres nerveuses myéliniques, dont l'une aboutit à un pôle de la cellule, et dont l'autre part du pôle opposé. La gaine de Schwann, en passant au dessus de la cellule, se continue d'une fibre nerveuse à l'autre. La gaine médullaire et le cylindre-axe semblent interrompus par le corps cellulaire fortement granulé et muni d'un noyau central. La myéline s'arrête nettement au point de contact de la fibre avec la cellule, tandis que le cylindre-axe semble se prolonger dans la substance du corps cellulaire, jusqu'à une certaine distance, sous forme de fibrilles,

Tandis que la fibre nerveuse afférente et efférente semble être de même valeur dans les cellules simplement bipolaires, il y a d'autres cellules nerveuses, différenciées à un plus haut degré, qui se caractérisent, non seulement par un plus grand nombre de prolongements ou de fibres auxquels elles donnent naissance, mais encore par la différence marquée que présentent ces fibres ou ces prolongements ; telles sont les cellules nerveuses dites multipolaires. Comme type de cette catégorie, il faut citer les cellules nerveuses qui, dans la moelle épinière, sont en rapport avec les terminaisons centrales des fibres motrices. ce sont des cellules sans membrane, possédant un volume relativement considérable et une forme irrégulière. Le protoplasme granuleux du corps cellulaire héberge un noyau autour duquel on observe, en quantité plus ou moins considérable, un pigment brunâtre. Le noyau est vésiculeux, renferme un nucléole, dont la charpente fixe vivement la matière colorante, tandis que le noyau lui-même se teint fort peu. De la périphérie du corps cellulaire partent, dans toutes les directions, des prolongements épais, qui se divisent à différentes reprises, se prolongent au loin, et forment un riche réseau de *fibres dendritiques*. Outre ces prolongements, nommés prolongements protoplasmatiques, chaque cellule nerveuse, constituée d'après le type des cellules ganglionnaires motrices, possède encore un prolongement à bords lisses, plus homogène et qui présente peu ou pas de ramifications. Ce prolongement semble constitué de substance cylindre-axile, et prend d'une part son origine dans le protoplasme de la cellule sous forme d'un cône à structure d'apparence fibrillaire, et se continue, d'autre part, dans le cylindre-axe de la fibre myélinique. C'est le prolongement cylindre-axile de la cellule nerveuse. Ce prolongement, ainsi que le cylindre-axe tout entier de la fibre nerveuse correspondante, semblent embryologiquement appartenir à la cellule nerveuse.

En dehors des cellules bipolaires et multipolaires, il en est encore d'autres qu'on pourrait, à cause de leurs caractères histologiques, désigner sous le nom de cellules unipolaires. Elles se rencontrent dans les ganglions spinaux des vertébrés supérieurs. Le cylindre-axe unique, qui part de ces cellules ganglionnaires, s'entoure bien vite d'une gaine myélinique. Il est d'abord renfermé avec la cellule dans une capsule protoplasmatique, riche en noyaux, qui prend, dès que la gaine de myéline apparaît, les caractères de la gaine de Schwann. La fibre nerveuse ainsi formée comprend seulement un court segment interannulaire. A l'extrémité de ce dernier existe un étranglement, puis la fibre se bifurque en deux branches qui ont une direction opposée. De là résulte une disposition qu'on appelle la division en T. Comme les cellules ganglionnaires munies ainsi

de fibres nerveuses sous forme de T sont bipolaires dans un stade primitif de leur développement, comme, en outre, l'histologie comparée nous montre que le point de division peut être situé à des distances variables, et peut même, dans certaines circonstances, se trouver dans le voisinage immédiat de la cellule ganglionnaire, nous devons considérer ces cellules unipolaires comme étant très voisines des cellules bipolaires.

Les cellules nerveuses unipolaires ne pourraient posséder une signification compréhensible que dans le cas où elles constitueraient un lieu d'origine pour l'excitation. Nous avons des motifs d'admettre qu'il y a des cellules nerveuses dans lesquelles l'excitation, au lieu d'être amenée, comme cela se fait généralement, par la voie de fibres nerveuses, naît sous l'influence de modifications survenant dans le milieu ambiant le plus voisin. La partie du système nerveux central, dont dépendent les mouvements respiratoires, semble renfermer de telles cellules nerveuses. Ce mode d'apparition de l'excitation a été nommé automatique.

Cependant, même les cellules nerveuses, qui peuvent être excitées automatiquement, paraissent ne pas être unipolaires ; leur état d'excitation semble dépendre, non seulement des conditions du milieu ambiant, mais encore des excitations qui y sont amenées par des voies nerveuses : il n'existe donc absolument aucune raison pour admettre l'existence de cellules nerveuses unipolaires.

Les processus chimiques qui se passent dans les cellules nerveuses vivantes semblent être intenses ; on peut le croire en considérant la riche vascularisation que possèdent les groupements de cellules nerveuses, ainsi que la sensibilité du tissu ganglionnaire vis-à-vis d'un manque de sang et de doses minimes de certains poisons. Nous ne savons rien sur la nature de ces processus chimiques. Toutefois, puisqu'une augmentation de l'activité du système nerveux central ne détermine pas, comme l'augmentation de l'activité musculaire, une augmentation de la quantité de l'acide carbonique éliminé, nous devons admettre qu'il ne se produit de combustion ni dans les nerfs, ni dans les cellules nerveuses. Les tissus riches en cellules nerveuses, tels que la substance grise du cerveau, acquièrent rapidement par la mort une réaction acide. Nous ne possédons aucun critérium certain pour décider si une cellule nerveuse, avant d'être fixée pour l'examen histologique, avait été en état d'activité ou de repos. Il est vrai qu'on a observé dans des cellules en apparence identiques des différences de coloration des granulations, de la substance fondamentale cellulaire, ainsi que du noyau. Il est donc à supposer que l'activité des cellules nerveuses laisse après elle des traces appréciables.

Les fonctions que remplissent les cellules nerveuses, en tant que pièces de raccordement entre les fibres nerveuses, ne peuvent être exposées que lors de l'étude du système nerveux central.

CHAPITRE IV.

SYSTÈME NERVEUX CENTRAL.

Les fibres et les cellules nerveuses, réunies par du tissu conjonctif et des substances intermédiaires d'autre nature, constituent le système nerveux. Celui-ci possède un axe central, nommé système nerveux central, d'où les troncs des nerfs rayonnent de toutes parts vers la périphérie, formant des plexus et présentant des ramifications. Chaque partie du corps se réunit au système nerveux central par des fibres centripètes et centrifuges, de telle manière qu'elle y forme, jusqu'à une certaine mesure, sa projection. Le système nerveux central constitue l'endroit où les terminaisons nerveuses périphériques trouvent leur première projection dans les cellules nerveuses; il renferme, en outre, des liaisons nombreuses entre ces premières projections. En dehors du système nerveux central, il existe encore d'autres groupes de cellules nerveuses, qu'on désigne sous le nom de ganglions. Parmi ces derniers, il y a d'abord les ganglions spinaux, qui appartiennent visiblement au système nerveux central; mais on a séparé de ce dernier les autres ganglions avec les cordons nerveux qui les relient : leur ensemble constitue le système nerveux sympathique.

Il est utile, pour l'exposé physiologique, de diviser le système nerveux central des mammifères en moelle épinière, paroi cérébrale et mésocéphale.

Moelle épinière.

Au point de vue anatomique la moelle épinière de l'homme se présente sous forme d'un cordon cylindrique solide, d'une consistance moyenne et d'une grande flexibilité. Elle est placée à l'intérieur du canal vertébral, et se continue en haut avec l'encéphale sans délimitation nette, tandis que vers le bas elle se

termine en pointe. La section transversale a généralement la forme d'un ovale, dont le grand diamètre est dirigé transversalement.

A chaque segment de la colonne vertébrale, c'est-à-dire à chaque vertèbre, correspond un segment déterminé de la moelle épinière. Cette segmentation, qui se manifeste, chez les représentants inférieurs de la série des vertébrés, par une augmentation et une diminution régulières de la section transversale, est seulement indiquée extérieurement chez l'homme en ce que les fibres nerveuses, qui entrent latéralement dans la moelle épinière et qui en sortent (fibres radiculaires) se réunissent en autant de cordons nerveux qu'il existe de trous intervertébraux.

La hauteur de chaque segment médullaire n'est pas égale, chez les animaux vertébrés, à la hauteur de la vertèbre correspondante ; mais elle diminue généralement de haut en bas, de sorte que la longueur de la moelle épinière est loin d'atteindre la longueur du canal vertébral (seulement les trois quarts) ; aussi les racines médullaires, à mesure qu'elles deviennent plus inférieures, ont un trajet de plus en plus longitudinal et doivent parcourir un chemin de plus en plus long, avant d'atteindre les trous intervertébraux correspondants. Ainsi la partie inférieure du canal vertébral renferme seulement un faisceau de nombreuses racines médullaires, constituant la queue de cheval et entourant la terminaison filiforme de la moelle épinière proprement dite, qu'on a désignée sous le nom de *filum terminale*.

La ligne de démarcation entre la moelle épinière et le cerveau est placée au niveau où les fibres radiculaires supérieures de la première paire des nerfs cervicaux quittent la moelle ; en-dessous de ce niveau la moelle épinière commence bientôt à se renfler. Ce renflement, appelé renflement cervical de la moelle épinière, embrasse le territoire des racines formant les nerfs des membres supérieurs, atteint son maximum à la hauteur de la 5me ou de la 6me vertèbre cervicale et finit au niveau de la 2me vertèbre thoracique. Un second renflement fusiforme, le renflement lombaire, comprend les racines qui donnent naissance aux nerfs des membres inférieurs ; il commence au niveau de la 10me vertèbre thoracique et atteint son maximum au niveau de la 12me. A partir de ce niveau la moelle épinière s'amincit et forme le cône médullaire qui se termine, à la hauteur de la 1re ou de la 2me vertèbre lombaire, dans le filet terminal.

La moelle épinière est placée dans le canal vertébral de telle manière qu'elle se trouve protégée complètement contre les influences de pression venant du dehors, que sa substance proprement dite ne peut être atteinte que faiblement par les oscillations de pression pulsatile, et enfin qu'elle peut exécuter facile-

ment, sans subir de tiraillements, les flexions et les déplacements qui lui sont imposés par les mouvements de la colonne vertébrale. La moelle épinière tout entière se trouve renfermée dans un sac spacieux, fermé de toutes parts, et dont la paroi est constituée par une épaisse membrane conjonctive, la dure-mère. La dure-mère est fixée solidement au périoste tapissant l'intérieur du canal vertébral à chacun des niveaux où ses replis, qui entourent les racines nerveuses, s'enfoncent dans les trous intervertébraux. Partout ailleurs l'espace compris entre la dure-mère et le périoste est tapissé par un coussin formé d'un riche plexus veineux et par du tissu graisseux. La moelle épinière, suspendue à l'intérieur du sac de la dure-mère, y nage librement, pour ainsi dire. Elle est entourée directement par une couche de tissu conjonctif, délicate et riche en vaisseaux, appelée pie-mère. De la face interne de celle-ci partent des prolongements nombreux, sous forme de cloisons, qui pénètrent dans la substance de la moelle épinière, tandis que de sa face externe s'élèvent des deux côtés, dans le plan frontal, des prolongements en forme d'ailes. Au niveau de chaque espace compris entre deux racines, chaque prolongement s'amincit comme une dent et va se souder avec la dure-mère : de là le nom de ligament dentelé. La pie-mère entoure également les racines nerveuses jusqu'à l'endroit où elles pénètrent dans la dure-mère. En dehors des anastomoses établies ainsi et de celles formées par le ligament dentelé, il existe encore entre la pie-mère et la dure-mère des filaments nombreux très fins et ressemblant aux mailles d'une toile d'araignée. Leur ensemble constitue la couche en toile d'araignée ou arachnoïde. Ces filaments, ainsi que les faces opposées de la pie-mère et de la dure-mère, sont revêtus d'un endothélium. Le reste du vaste espace, nommé espace arachnoïdien ou sous-arachnoïdien, est rempli par un liquide lymphatique, nommé liquide cérébro-spinal ; celui-ci se reforme d'une manière continue et s'écoule régulièrement à travers les fentes lymphatiques situées à la périphérie des racines médullaires.

La moelle épinière, retirée du sac de la dure-mère et munie encore de la pie-mère ainsi que des racines des nerfs spinaux, présente sur sa face antérieure une fente médiane longitudinale, profonde et relativement large ; celle-ci est tapissée par toutes les couches de la pie-mère et constitue le sillon médian antérieur. Le long de la ligne médiane de la face postérieure il existe un sillon moins marqué, au niveau duquel les couches internes de la pie-mère s'enfoncent profondément dans la substance de la moelle épinière. Après qu'on a enlevé la pie-mère il apparaît donc ici également une fente longitudinale, nommée le sillon médian postérieur, qui est plus profond, mais en même temps plus

étroit que le sillon médian antérieur. Les racines des nerfs spinaux sortent de chaque côté au niveau de deux lignes longitudinales latérales, l'une antérieure et l'autre postérieure ; c'est surtout exact pour les racines postérieures dont les fibres apparaissent au fond d'une fente longitudinale étroite, directement visible, et qu'on a nommée le sillon latéral postérieur. Les racines antérieures occupent un espace plus large, et on distingue moins bien le sillon longitudinal correspondant qui devient surtout net après qu'on a enlevé la pie-mère et les fibres radiculaires : c'est le sillon latéral antérieur.

Il persiste, entre les régions de sortie de deux racines consécutives, une certaine étendue de surface médullaire d'où ne sortent pas de fibres nerveuses : cette disposition est surtout marquée au niveau des racines antérieures de la moelle thoracique où les espaces intermédiaires libres peuvent atteindre jusqu'à 5 millimètres. Les fibres de la racine antérieure et celles de la racine postérieure correspondante forment respectivement au dedans du sac de la dure-mère deux faisceaux isolés. Les deux faisceaux ainsi formés convergent vers la sortie du sac de la dure-mère qui leur est commune ; immédiatement avant que les deux faisceaux se réunissent, le postérieur porte un renflement gris qui constitue le ganglion spinal.

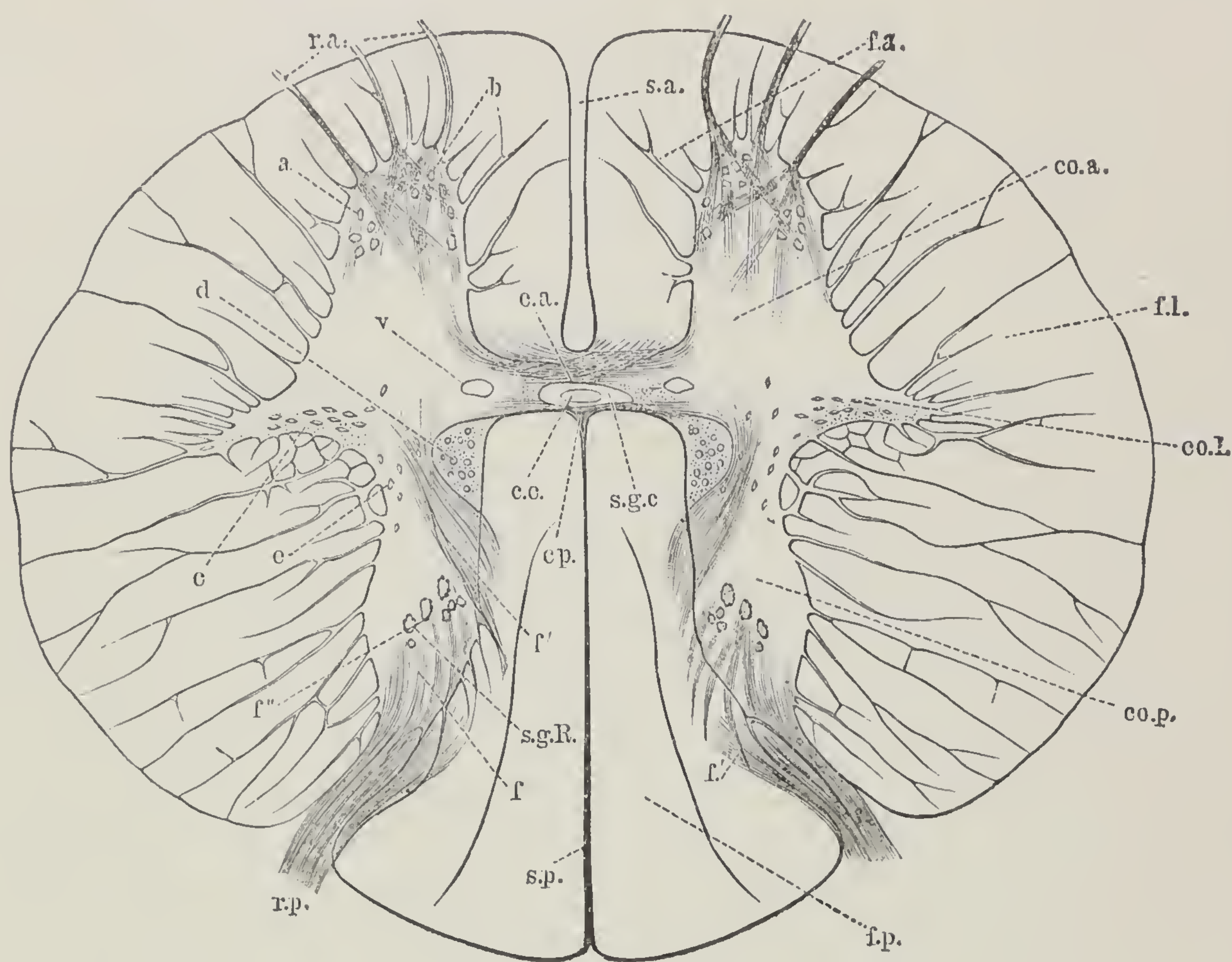
Outre les sillons longitudinaux déjà indiqués, il existe encore de chaque côté, sur la partie cervicale de la moelle épinière, une fine fissure longitudinale qui a débuté sur la moelle allongée et qui se prolonge sur la moelle épinière. En haut elle est située latéralement environ à 1 millimètre du sillon médian postérieur et vers le bas elle converge vers ce sillon ; c'est le sillon intermédiaire postérieur.

Les coupes transversales de la moelle épinière présentent des lignes de démarcation, dont la forme générale ressort de ce que nous avons dit ci-dessus concernant les fentes et les fissures longitudinales. Entre le fond du sillon médian antérieur et celui du sillon médian postérieur existe un pont étroit de substance médullaire, qui relie les deux moitiés de la moelle épinière.

On remarque dans ce pont, et près du fond du sillon médian postérieur, la section transverse du canal central, qui correspond à la cavité du tube médullaire embryonnaire. Le canal central, revêtu primitivement de cellules éphitéliales vibratiles, parcourt toute la longueur de la moelle épinière depuis le 4e ventricule où il s'ouvre, jusqu'à l'extrémité inférieure du filet terminal. Néanmoins il n'est pas rare de le trouver oblitéré à certains niveaux chez l'homme adulte, même dans les conditions normales. Là où il est conservé, il est rempli de liquide cérébro-spinal.

Quoique, en principe, la moelle épinière soit disposée sous une forme

symétrique bilatérale, il n'en est pas moins vrai que les deux moitiés, même dans les conditions normales, présentent des différences marquées.



20.

Coupe transversale de la moelle épinière au niveau de la 8e paire dorsale, d'après Schwalbe. Grossissement 10 : 1.

s. a. Sillon médian antérieur. — *s. p.* Cloison postérieure occupant le sillon médian postérieur. — *c. a.* Commissure antérieure. — *s. g. c.* Substance gélatineuse centrale. — *c. c.* Canal central. — *c. p.* Commissure postérieure. — *v.* Veine. — *co. a.* Corne antérieure. — *co. l.* Corne latérale; en arrière le processus réticulaire. — *co. p.* Corne postérieure. — *a.* Groupe latéral antérieur des cellules nerveuses. — *b.* Groupe médian antérieur des cellules nerveuses. — *c.* Cellules de la corne latérale. — *d.* Cellules des cordons de Clarke. — *e.* Cellules solitaires des cornes postérieures. — *r. a.* Racines antérieures. — *r. p.* Racines postérieures. — *f.* Leurs faisceaux dans la corne postérieure. — *f'.* Leurs faisceaux transverses postérieurs. — *f''.* Fibres longitudinales de la corne postérieure. — *s. g. R.* Substance gélatineuse de Rolando. — *f. a.* Cordon antérieur. — *f. l.* Cordon latéral. — *f. p.* Cordon postérieur.

La surface d'une section transversale de la moelle épinière est occupée par deux substances différentes, qu'on peut déjà distinguer à l'œil nu sur une préparation fraîche ; l'une est gris-rougeâtre et translucide, l'autre, blanche et opaque.

La *substance blanche* entoure, sous forme de manteau, la substance grise qui, prise globalement, occupe le centre. La coupe transversale de cette

dernière présente une configuration très caractéristique, qu'on peut comparer à un H. La partie qui correspond à la branche horizontale, renferme le canal central et la commissure grise qui entoure ce canal. Cette commissure se trouve directement au fond du sillon médian postérieur, tandis qu'elle est séparée du fond du sillon antérieur par la substance blanche nommée commissure blanche. On désigne encore ces deux commissures sous le nom de commissures antérieure et postérieure de la moelle épinière. Dans chacune des parties qui représentent les branches verticales du H, on distingue un segment antérieur et un segment postérieur, appelés corne antérieure et corne postérieure. La corne antérieure est généralement plus courte et plus épaisse; elle ne s'étend pas jusqu'à la surface de la moelle épinière et reste entourée de substance blanche sur les côtés médian, ventral et latéral. La partie ventrale de ce manteau de substance blanche est percée, à peu près dans une direction radiaire, par des faisceaux de fibres radiculaires antérieures, dont plusieurs sont situés côte à côte sur une même coupe transversale. Les cornes postérieures sont plus longues et plus minces que les cornes antérieures; en outre, elles sont légèrement recourbées en dehors. Près de leur base elles s'amincissent jusqu'au niveau du col de la corne antérieure; postérieurement elles se renflent et forment la tête de la corne postérieure, qui s'effile de nouveau en arrière et en dehors, et constitue la pointe de la corne postérieure.

Les fibres des racines postérieures émergent, au fond du sillon latéral postérieur, de la pointe de la corne postérieure sous forme d'un faisceau compact, et interrompent complètement la continuité du manteau de la substance blanche. Sur le bord latéral et postérieur de chacune des cornes antérieures se trouve une formation particulière et appartenant à la corne antérieure, qui apparaît comme une éminence triangulaire, se continuant, d'une part, avec la corne antérieure et pénétrant, d'autre part, par sa pointe dans la substance blanche; elle est située à peu près au niveau du plan de la section frontale du canal central et est désignée sous le nom de corne latérale (corne moyenne ou tractus latéral intermédiaire). A partir de la région dorsale de la moelle épinière, en allant vers l'extrémité postérieure, elle diminue peu à peu pour disparaître d'une manière complète, tandis que dans la région dorsale supérieure elle atteint un développement notable, et que dans la région cervicale elle se fusionne avec la corne antérieure qui y possède un développement moyen. Cette corne latérale existe toujours au-devant du col de la corne postérieure, c'est-à-dire dans le domaine de la corne antérieure, tandis qu'on trouve dans l'angle rentrant, formé par la corne latérale et la corne postérieure, une formation spéciale, qu'il

ne faut pas confondre avec la corne latérale, et qu'on désigne du nom de processus réticulaire. Ce dernier est constitué par des travées de substance grise, disposées en réseau et qui délimitent des champs plus ou moins étendus de substance blanche; son développement diminue vers la région lombaire et augmente, d'une manière continue, vers l'extrémité supérieure de la moelle épinière.

Au lieu de considérer les différentes parties de la substance grise au point de vue de leur disposition sur une section transversale, on peut les envisager dans le sens longitudinal; alors on ne parle plus de cornes, mais de colonnes; au lieu de « corne antérieure de la substance grise » on dira « colonne grise antérieure de la moelle épinière », et ainsi de suite.

Le manteau de substance blanche est interrompu sur une section transversale en deux endroits : d'abord par la commissure grise au fond du sillon médian postérieur, puis, au fond du sillon latéral postérieur, par la pointe de la corne postérieure et par les faisceaux des racines postérieures. Au fond du sillon médian antérieur les deux moitiés latérales du manteau de substance blanche sont reliées entre elles par la commissure blanche. On distingue sur ce manteau les cordons antérieurs, les cordons latéraux et les cordons postérieurs; les deux cordons postérieurs sont délimités naturellement des cordons latéraux au niveau déterminé par l'interruption de la substance blanche qui existe au fond du sillon latéral postérieur. La répartition de la substance blanche en cordons antérieurs et cordons latéraux doit être acceptée seulement comme une disposition topographique grossière; elle n'est justifiée ni par le processus du développement embryologique, ni par la structure, ni par la physiologie. Aussi réunit-on fréquemment toute cette formation sous le nom de cordon antéro-latéral. Nous traiterons plus loin de la subdivision systématique qui existe dans les différents cordons de la substance blanche, quoiqu'elle ne puisse être reconnue anatomiquement sur la moelle épinière de l'homme adulte à l'état normal.

Le rapport entre les surfaces, occupées respectivement sur la section transversale par les substances grise et blanche, varie considérablement d'après le niveau de la moelle épinière où cette section a été faite. Une coupe transversale, pratiquée à l'extrémité du cône médullaire, est formée en majeure partie de substance grise entourée d'un petit liséré de substance blanche. Au niveau du 5me nerf sacré, le rapport de la substance blanche à la substance grise est comme 1 : 2,75. Puis, dans l'étendue du renflement lombaire, la substance blanche augmente d'une manière si considérable qu'au niveau de l'extrémité supérieure de ce renflement, c'est-à-dire au point de sortie du 4me nerf lombaire, la

substance grise et la substance blanche occupent à peu près la même surface. A partir de ce point, en marchant vers l'extrémité supérieure, le rapport est renversé, de sorte que la substance blanche possède toujours une étendue plus grande que la substance grise. Même le renflement cervical, qui se caractérise par une augmentation absolue et notable de la substance grise, ne peut modifier ce rapport général, quoiqu'à son niveau la substance grise, après avoir subi une forte réduction dans la moelle dorsale ($^1/_5$ de la substance blanche), atteigne de nouveau en étendue la moitié de la substance blanche.

La substance blanche, considérée dans son ensemble, augmente d'une manière continue depuis l'extrémité inférieure de la moelle épinière jusqu'au niveau supérieur du renflement cervical. Toutefois cette augmentation fait place à une diminution insignifiante dans la région qui s'étend depuis le 3me nerf lombaire jusqu'au 12me nerf thoracique. En outre, elle s'établit, au niveau inférieur de chacun des deux renflements médullaires, d'une manière plus rapide qu'aux autres endroits. Depuis le 4me nerf cervical jusqu'à la moelle allongée, on constate une légère diminution de la substance blanche. Nous indiquerons plus loin la part prise par chacun des systèmes de cordons blancs dans ces modifications.

La *substance grise* est le plus abondamment représentée là où les gros troncs nerveux des extrémités prennent leur origine, donc dans les renflements lombaire et cervical. Elle augmente d'une manière régulière depuis l'extrémité du cône médullaire jusqu'au milieu du renflement lombaire, diminue ensuite d'une manière très notable dans la moelle thoracique, et augmente de nouveau considérablement dans le renflement cervical, pour diminuer de nouveau lentement dans la partie supérieure de la moelle cervicale. L'augmentation de la substance grise au niveau des renflements lombaire et cervical est due surtout aux colonnes grises antérieures. Ici les colonnes postérieures possèdent toujours une section plus petite que les colonnes antérieures, tandis qu'elles dépassent légèrement ces dernières en grandeur dans la région située entre les deux renflements et dans l'extrémité inférieure de la moelle épinière. Le développement de la commissure grise augmente aussi d'une manière parallèle au volume des nerfs spinaux, ce qu'on ne peut dire de la commissure blanche.

Au point de vue de la structure histologique, la moelle épinière est constituée, en premier lieu, par des éléments purement nerveux ; en second lieu, par deux substances propres au système nerveux central, une substance cémentaire et une substance de soutien, qu'on désigne sous les noms de neuroglie et de substance gélatineuse ; en troisième lieu, par du tissu conjonctif et des vaisseaux.

Les éléments nerveux sont des cellules et des fibres.

Les *cellules nerveuses de la moelle épinière* sont des cellules ganglionnaires multipolaires de grandeur différente ; elles possèdent toutes un noyau clair et vésiculeux avec un nucléole fortement réfringent, qui absorbe facilement la matière colorante. Le corps cellulairè, qui ne possède pas de membrane, renferme d'ordinaire un pigment granuleux, jaunâtre ou brunâtre, groupé en amas diffus ; puis, par ci par là, des granulations qui se laissent colorer différemment. Chaque cellule possède au moins un prolongement cylindre-axile et un nombre plus ou moins considérable de prolongements protoplasmatiques ramifiés. Les cellules ganglionnaires les plus volumineuses se trouvent dans les parties antérieures des colonnes grises antérieures ; leur corps protoplasmatique envoie des prolongements dans toutes les directions ; chaque prolongement cylindre-axile se continue dans la fibre nerveuse d'une racine antérieure. Les corps protoplasmatiques de ces grosses cellules ganglionnaires semblent fréquemment reliés entre eux par des travées épaisses, comme aussi un grand nombre de ces cellules paraissent également émettre plus d'un prolongement cylindre-axile. Les formes typiques de cette catégorie de cellules ganglionnaires forment dans la partie antérieure de la colonne grise deux groupes : un groupe antérieur et un groupe latéral. Le nombre des cellules renfermées dans ces groupes atteint un maximum relatif au niveau de sortie de chaque racine nerveuse spinale, particulièrement dans la région dorsale de la moelle épinière. La construction segmentaire de la moelle épinière se trouve ainsi attestée. Le nombre de ces cellules augmente, en outre, d'une manière notable avec le volume des racines spinales : il est donc le plus grand au niveau des renflements cervical et lombaire. Un troisième groupe de cellules, qui appartient à la colonne antérieure, est situé dans la corne latérale. Ce dernier groupe est nettement distinct des deux premiers au niveau de la moelle dorsale, où la corne latérale apparaît comme une formation distincte, tandis que, par suite du grand développement des trois groupes, il se fusionne avec eux au niveau des renflements. Les cellules ganglionnaires de la corne latérale sont plus petites que celles de la corne antérieure ; elles ont d'ordinaire un aspect fusiforme, leur grand axe étant tourné vers la pointe de la corne latérale.

Chacune des deux colonnes grises postérieures possède également, du moins au niveau de la moelle dorsale, un groupe bien délimité de cellules ganglionnaires. Celles-ci sont multipolaires, mais plus petites que celles des groupes cellulaires des cornes antérieures ; elles occupent, en forme d'ovale, la moitié médiane de la base de chacune des cornes postérieures. Ces groupes

eellulaires forment, au niveau de la moelle dorsale et de la partie supérieure de la moelle lombaire, des eolonnes eontinues (eolonnes vésiculaires de Clarke). Ce groupe réapparaît eneore, sur une certaine étendue, dans la moelle eervicale et dans la partie inférieure de la moelle lombaire, comme une formation bien délimitée, et porte à ces niveaux respeetivement le nom de noyau sacré et celui de noyau eervieal de Stilling (3me et 4me nerf cervieal). Dans les parties intermédiaires de la moelle épinière on trouve également des groupes dispersés de cellules, qu'il faut considérer, d'après leur forme et leur disposition, eomme appartenant à eette formation. Entre le développement de ee groupe cellulaire des colonnes postérieures et eelui des colonnes antérieures, il existe une eertaine opposition : au niveau où les uns sont surtout développés, les autres le sont moins. En dehors de l'espaee oeeupé par les eolonnes de Clarke et de eelui oeeupé par la substanee gélatineuse dans la partie postérieure des eornes postérieures, il existe eneore une eertaine partie des colonnes grises postérieures, puis la substanee grise du proeessus rétieulaire ; on y trouve dispersés, d'une manière irrégulière, les éléments cellulaires désignés du nom de eellules ganglionnaires solitaires des cornes postérieures. Ce sont des cellules de grandeur moyenne ou même moindre, qui se distinguent généralement par la disposition fusiforme de leurs eorps eellulaires, ainsi que par leurs prolongements bornés à leurs extrémités fusiformes.

Les *fibres nerveuses de la moelle épinière* sont myéliniques et amyéliniques. Aueune des deux espèees ne possède la gaîne de Schwann. Les fibres myéliniques offrent un ealibre fort variable ; les plus volumineuses se trouvent dans les racines antérieures et dans les parties externes des eordons antérolatéraux. Les fibres des raeines postérieures et des eordons postérieurs sont un peu plus petites ; eelles de la commissure antérieure et eelles des parties des cordons latéraux qui sont voisines de la substanee grise, sont eneore plus grêles. La commissure postérieure renferme des fibres myéliniques très petites. Pour le reste on trouve des fibres de diamètre très différent entremêlées les unes aux autres. La direetion générale des fibres myéliniques est rayonnée dans les racines, longitudinale dans les cordons postérieurs et les eordons antéro-latéraux, transversale dans les eommissures. Les fibres myéliniques de la substanee grise s'entreeroisent en tous sens, soit isolément, soit sous forme de faisceaux. Mais le passage d'une direction dans une autre se rencontre encore fréquemment dans d'autres endroits, spécialement dans la limite de la substance grise avee la substanee blanche.

Les fibres amyéliniques sont très minees et forment dans la substance grise

un réseau inextricable, nommé réseau de Gerlach ; il est hors de doute que certaines fibres de ce réseau dérivent des fines ramifications des prolongements protoplasmatiques, de sorte qu'on a considéré le réseau comme une formation anastomotique extraordinairement abondante, reliant les corps protoplasmatiques. En outre, il y aurait des fibres dérivant des racines postérieures, dont les cylindre-axes, en se ramifiant, contribueraient directement (sans l'intermédiaire des cellules ganglionnaires) à la formation de ce réseau. Dans ces derniers temps on s'est demandé, avec raison, s'il s'agissait bien ici d'une formation anastomotique réelle. Les figures microscopiques, obtenues à l'aide des différents moyens de coloration et même des moyens réputés les meilleurs, ne permettent d'affirmer avec certitude que l'existence d'une ramification à branches multiples entrecroisées. Provisoirement on ne peut décider si les ramifications d'un prolongement protoplasmatique déterminé, qui pénètrent entre les ramifications d'un autre prolongement, se continuent directement par leurs extrémités avec celles du second prolongement, ou bien si ces fibrilles se terminent librement et sont séparées les unes des autres par une mince couche d'une substance possédant une autre nature.

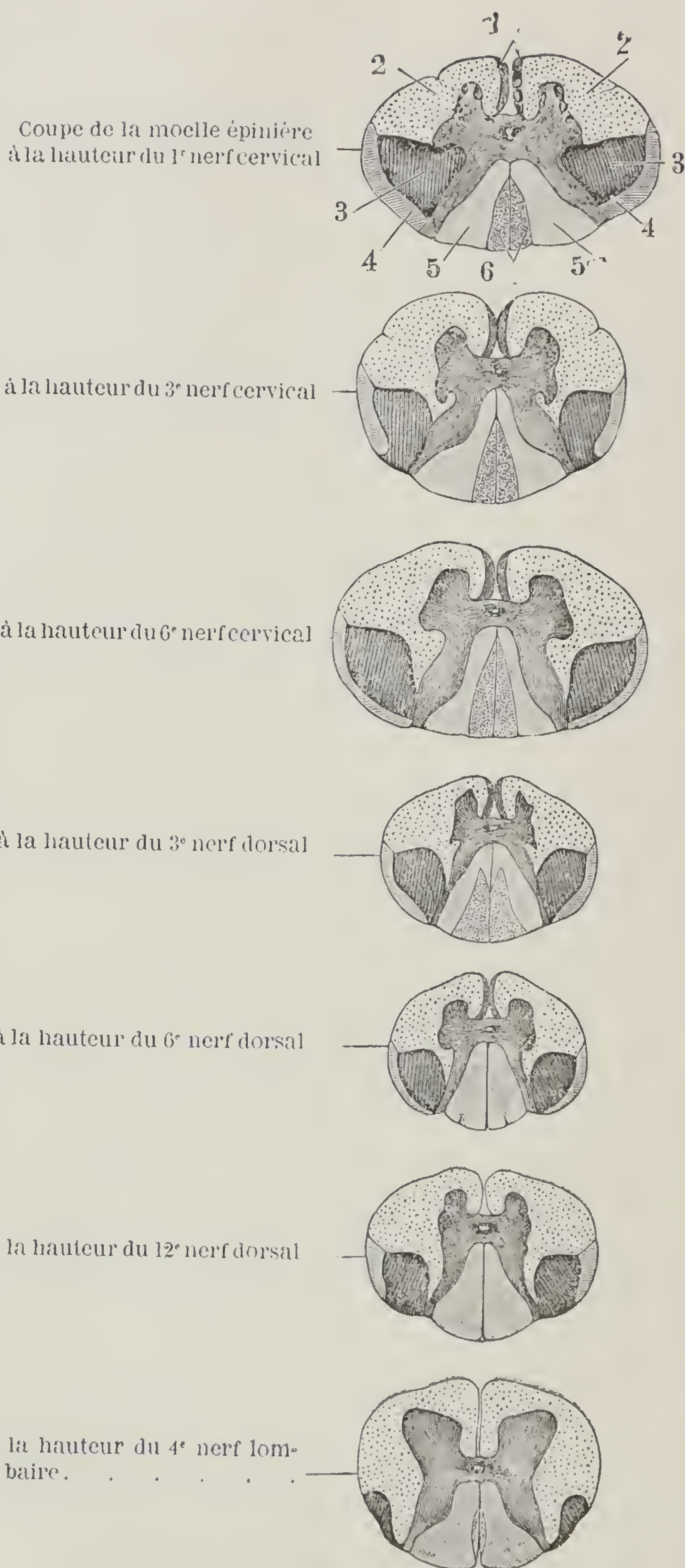
La section transversale du manteau de substance blanche, faite sur la moelle épinière de l'homme adulte et normal, soit à l'état frais, soit après avoir fait subir à l'organe n'importe quel traitement, ne permet pas de reconnaître des critériums pour une subdivision ultérieure des fibres longitudinales ; mais on a constaté, à l'aide d'études embryologiques et d'observations pathologiques chez l'homme, comme par des expériences de sections chez les animaux, qu'il existe ici une division systématique absolument typique. Dans le domaine embryologique on a fait une observation d'une portée capitale, en constatant que le développement de la gaîne myélinique ne s'effectue pas en même temps pour toutes les fibres longitudinales de la moelle épinière, de même qu'il n'apparaît pas non plus pour des fibres dispersées irrégulièrement ; mais l'ordre d'apparition du développement de la gaîne myélinique, se faisant dans des systèmes de fibres bien circonscrits, revêt une type déterminé. Quelques uns de ces systèmes avaient déjà été remarqués antérieurement par les pathologistes, car on avait observé que chacun d'eux présentait la dégénérescence dans des formes déterminées de maladie. De telles dégénérescences se laissaient également provoquer expérimentalement chez les animaux, en pratiquant des sections déterminées. Ces différentes méthodes d'investigation ont conduit, en ce qui concerne la division systématique de la substance blanche de la moelle, à des résultats bien concordants.

Les particularités les plus importantes, qui ont rapport à la position, au trajet et à la configuration de chacun de ces systèmes de fibres, ressortent de la série des dessins de la figure 21 ci-jointe. L'examen de ces dessins indique aussitôt la division importante des systèmes en deux groupes. L'un de ces groupes embrasse les voies pyramidales du cordon antérieur et du cordon latéral, le cordon cérébelleux latéral et les cordons cunéiformes de Goll, et se caractérise par une augmentation de sa surface de section, augmentation s'établissant d'une manière continue de bas en haut. Le second groupe comprend le cordon cunéiforme externe et le reste du cordon antéro-latéral ; au niveau du renflement lombaire, où les systèmes du premier groupe commencent seulement à apparaître, ceux du second sont déjà très développés. En outre, ils ne s'accroissent pas d'une manière continue de bas en haut, mais la grandeur de la section transversale permet de constater des relations évidentes avec le degré de développement des racines spinales de la région correspondante.

De ces relations résulte le fait constaté ailleurs déjà : que les systèmes du premier groupe renferment des voies de transmission qui établissent une liaison directe entre les éléments du cerveau et ceux de la moelle épinière, tandis que le second groupe renferme les systèmes de fibres qui relient entre eux les éléments de la moelle épinière situés à des hauteurs différentes. Le développement de la gaîne myélinique autour du cylindre-axe est plus précoce pour les systèmes du second groupe que pour les systèmes du premier groupe. L'ordre de développement est le suivant : faisceau fondamental des cordons antérieurs, faisceau fondamental des cordons postérieurs (cordons cunéiformes de Burdach), faisceau fondamental des cordons latéraux (d'abord dans les grosses fibres périphériques, puis dans celles de la couche voisine de la substance grise), cordons de Goll, cordons cérébelleux latéraux et enfin cordons pyramidaux.

Quelques particularités, qui concernent ces différents systèmes, méritent encore d'être signalées ici. Les fibres nerveuses des voies pyramidales renfermées dans le cordon antérieur dérivent sans entrecroisement de la pyramide du côté correspondant, tandis que les fibres pyramidales du cordon latéral proviennent pour une partie en ligne directe de la décussation pyramidale, auxquelles fibres viennent se joindre plus bas des fibres pyramidales du cordon antérieur du côté opposé. Une partie des fibres de la commissure antérieure est formée par cet entrecroisement. Le degré de développement de ces deux parties varie énormément, non seulement chez les différents sujets, mais même sur les deux côtés d'un même individu ; aussi n'est-il pas rare que cette dernière différence soit cause d'une disposition asymétrique visible à l'œil

nu sur la moelle épinière de l'homme normal. La diminution continue que présente le développement des voies pyramidales en allant de haut en bas provient de ce que leurs fibres rayonnent peu à peu dans la substance grise, où elles entrent en communication avec les grosses cellules ganglionnaires des colonnes antérieures. On peut considérer comme exclue l'existence d'un passage direct des fibres pyramidales vers les fibres des racines spinales. Les fibres nerveuses dérivant d'une pyramide vont généralement se terminer dans les cellules nerveuses spinales situées du côté opposé; toutefois, lorsque le développement de la partie du cordon antérieur est considérable, on rencontrerait également, en assez grand nombre, des anastomes non entre-croi-



21. Grossissement = 2.

Schéma de la répartition des principales voies de transmission dans la moelle épinière :
1. Pyramides, voies antérieures de conduction (directes ou non croisées).
2. Portion restante des cordons latéraux antérieurs (se décomposant, d'après Flechsig, en faisceau fondamental des cordons antérieurs et en cordons latéraux pour une part).
3. Cordon latéral des pyramides (voies croisées).
4. Cordons cérébelleux latéraux.
5. Cordons cunéiformes externes (cordons de Burdach)
6. Cordons cunéiformes internes (cordons de Goll).

sées. La présence des prolongements des voies pyramidales vers la sphère motrice de l'écorce cérébrale doit faire conclure que ces voies constituent des appareils de transmission centrifuge ; cette notion est encore confirmée par le fait qu'elles présentent, après leur séparation de continuité, la dégénérescence *en-dessous* de leur point de section. Mais cette dégénérescence, dite descendante, ne s'étend jamais aux fibres nerveuses radiculaires, aussi longtemps que les grosses cellules ganglionnaires des colonnes grises antérieures sont intactes ; c'est là une des raisons dont on doit conclure que les fibres des cordons pyramidaux ne deviennent pas des fibres radiculaires antérieures, sans qu'elles aient été auparavant en rapport étroit avec les cellules nerveuses. Cette conclusion est encore confirmée par l'expérience suivante : Si l'on fait une préparation de grenouille se composant des extrémités postérieures, du plexus lombaire et de la partie correspondante de la moelle épinière, et si on applique une excitation électrique isolée sur la partie supérieure de la moelle épinière, on obtient des contractions dans les extrémités postérieures. On peut faire agir dans un même sens tous les muscles de cette préparation en reliant au levier myographique isotonique les pointes des orteils des deux membres réunis ensemble, après qu'on a réséqué une partie des deux fémurs et des deux tibias. Si l'on mesure le temps qui s'écoule entre le moment de l'excitation et le moment où les muscles commencent à agir sur le levier, et si l'on soustrait de ce temps la durée du temps perdu qui se présente lors de l'excitation directe des nerfs du plexus lombaire, on obtient pour le temps perdu lors de l'excitation de la moelle épinière une valeur qui dépasse de loin celle qui résulterait de la transmission de l'excitation dans un nerf ayant même longueur. Chacune des fibres nerveuses, dont l'excitation au niveau de la partie supérieure de ce segment de moelle épinière, détermine quelque contraction musculaire des extrémités, doit donc, avant d'entrer dans le domaine des racines, avoir passé au moins par une pièce de raccordement qui détermine ce retard spécial dans la conduction de l'excitation.

Les *cordons cérébelleux latéraux* conduisent les excitations dans une direction cérébrale ; c'est ce qu'on peut conclure du fait qu'ils dégénèrent *au-dessus* de leur point de section. Leurs fibres dériveraient directement des prolongements cylindre-axiles de cellules appartenant aux colonnes de Clarke, et indirectement des fibres radiculaires postérieures ; sans présenter d'autres interruptions, elles passent dans les pédoncules cérébelleux postérieurs. Les fibres des *cordons cunéiformes de Goll* conduisent également dans une direction centrale ; elles proviennent (directement ou indirectement?) des fibres radiculaires postérieures, et présentent une interruption cellulaire dans le noyau des cordons

grêles de la moelle allongée. Les *faisceaux fondamentaux des cordons postérieurs et des cordons antéro-latéraux* reçoivent, tout le long de la moelle épinière, des fibres qui sortent de la substance grise, et ils émettent à leur tour des fibres qui pénètrent dans cette même substance; ils constituent donc des liaisons intersegmentaires. Les faisceaux fondamentaux des cordons postérieurs renferment encore des fibres longitudinales ascendantes et descendantes qui proviennent directement des racines postérieures du côté correspondant. D'après quelques auteurs, les faisceaux fondamentaux des cordons antérieurs contiennent des fibres qui leur arrivent directement des racines antérieures du côté opposé à travers la commissure antérieure. A l'intérieur de la substance grise il existe également des faisceaux de fibres longitudinales, spécialement dans la tête de la corne postérieure où l'on peut poursuivre, sur un certain trajet longitudinal, des fibres radiculaires postérieures qui se sont infléchies en conséquence. Beaucoup de ces fibres radiculaires postérieures, qui présentent ce parcours longitudinal, se bifurqueraient en deux branches principales, dont l'une serait ascendante et l'autre descendante. Ces deux branches principales émettraient des fibres latérales plus petites qui se résolveraient en ramifications terminales (fibres collatérales).

Les prolongements cylindre-axiles de toutes les grosses *cellules ganglionnaires* des colonnes grises antérieures deviennent fibres nerveuses des racines antérieures. Chez la grenouille le nombre de ces fibres radiculaires est manifestement beaucoup plus grand que celui des cellules. Les numérations, qui ont conduit à un résultat différent, entre autres à celui où l'on obtenait un nombre de grosses cellules ganglionnaires égal à celui des fibres radiculaires antérieures, étaient entachées d'erreur. L'épaisseur des coupes en série, employées pour la numération, étant de loin inférieure au diamètre longitudinal des cellules ganglionnaires, un grand nombre de ces dernières cellules avait donc été compté plus d'une fois. Comme les fibres des voies cérébro-médullaires ne deviennent pas directement des racines antérieures, et comme, d'autre part, le nombre des grosses cellules ganglionnaires de la moelle épinière de grenouille est plus petit que celui des fibres radiculaires antérieures, il faut, ou bien qu'une partie notable de ces fibres soit formée par des prolongements cylindre-axiles de petites cellules ganglionnaires appartenant aux colonnes postérieures, ou bien l'on doit admettre qu'il y a de grosses cellules ganglionnaires qui possèdent plus d'un prolongement cylindre-axile. Il est probable que ces deux suppositions sont réalisées. On a pu poursuivre chez l'homme des prolongements cylindre-axiles des cellules ganglionnaires solitaires se dirigeant vers les racines antérieures.

Une partie des *fibres radiculaires antérieures* est formée par des prolongements cylindre-axiles appartenant à des cellules ganglionnaires contralatérales des colonnes antérieures. Leur union se fait à travers la commissure antérieure. Généralement les cellules qui donnent naissance aux fibres radiculaires antérieures, sont situées dans le même segment que les racines correspondantes.

Jusqu'à présent c'est chez le pétromyzon seulement qu'on a pu poursuivre les prolongements cylindre-axiles des cellules ganglionnaires des colonnes postérieures jusque dans des *fibres radiculaires postérieures*; on doit admettre que chez l'homme ces fibres radiculaires s'unissent avec les cellules des colonnes de Clarke, avec les cellules solitaires des colonnes postérieures, et probablement aussi avec les cellules des colonnes latérales; mais cela d'une manière plus compliquée et par des voies différentes. Une disposition déjà remarquable, c'est la division de chaque racine postérieure en un premier faisceau, qui pénètre directement dans la substance grise de la colonne postérieure (faisceau de la corne postérieure), et en un second faisceau qui s'infléchit dans le cordon postérieur (faisceau du cordon postérieur). Les fibres de chacun des deux faisceaux prennent d'abord une direction longitudinale (ascendante et descendante) avant de faire partie de la substance grise proprement dite. Le parcours longitudinal des fibres appartenant au faisceau de la corne postérieure est relativement court, il dépasse à peine l'étendue d'un segment; tandis que celui des fibres appartenant au faisceau du cordon postérieur franchit un espace bien plus grand; après quoi ces fibres, si elles le font même dans la moelle épinière, s'infléchissent à leur tour dans la substance grise (base de la corne postérieure). Toutes ces fibres nerveuses paraissent entrer en communication avec les catégories précitées de cellules, seulement à l'aide des fibres collatérales dendritiques. Un grand nombre des fibres radiculaires postérieures, ou bien le prolongement indirect de ces fibres, reformé après l'intercalation de cellules, subit un entrecroisement par la commissure postérieure de la moelle épinière.

Les éléments nerveux de la moelle épinière, quoique juxtaposés aussi près que possible, ne peuvent pourtant, à cause de leur forme arrondie, occuper complètement l'espace. Les vides qu'ils laissent entre eux sont remplis en partie par la neuroglie et la substance gélatineuse constituant respectivement une *substance cémentaire et une substance de soutènement* spéciales, en partie par du tissu conjonctif ordinaire, qui pénètre dans la substance de la moelle épinière sous forme de cloisons ramifiées partant de la pie-mère.

Le long de la pie-mère et des cloisons de cette dernière il n'existe généralement qu'une très petite couche de *substance gélatineuse*; mais cette dernière

prend une extension considérable dans le sommet et la tête de la corne postérieure, et assure ainsi un soutien spécial aux fibres radiculaires postérieures qui s'étendent ici comme les méridiens d'une sphère. Cette formation constitue la substance gélatineuse de Rolando. Un second endroit, où cette substance atteint un développement considérable, existe au voisinage du canal central; là elle forme, sous le nom de substance gélatineuse centrale, la masse principale du filament dit épendymaire. La partie fondamentale de la substance gélatineuse est formée par un système de travées en forme de réseau, composé de neurokératine, et qui porte, de distance en distance, des éléments ressemblant à des noyaux (et dont les fines mailles semblent être remplies par une substance liquide). Le filament épendymaire est formé, dans son voisinage immédiat du canal central, par une simple couche de cellules épithéliales cylindriques à cils. Ces cellules présentent des mouvements vibratiles pendant le jeune âge, et possèdent chacune un prolongement mince et long, qui s'étend dans le tissu environnant et qui se termine d'une manière encore inexpliquée.

Les petites lacunes, situées entre les éléments nerveux, là où les cloisons conjonctives de la pie-mère n'arrivent pas, sont occupées par de la *neuroglie* dans les régions où n'existe point de substance gélatineuse. Pendant l'état vivant la neuroglie est molle et homogène, présente la réaction de la substance cémentaire des épithéliums et se coagule, lors de la mort, en un réseau fibrillaire qui n'est pas redissous par l'ébullition dans l'eau. Les cellules de la neuroglie possèdent des réactions analogues à celles des cellules aplaties du tissu connectif. Comme leurs noyaux se montrent (après la coagulation) au point d'entrecroisement des fibres, il en résulte que ces deux éléments semblent reliés l'un à l'autre (cellules à pinceau de Boll). Il faudra attribuer à la neuroglie une importance bien plus grande, s'il se confirme que les fibres dendritiques d'origine diverse du réseau de Gerlach ne se continuent pas, comme on l'a cru longtemps, les unes avec les autres, mais que chaque embranchement se termine librement. Afin que l'excitation, qui arrive dans une de ces arborisations terminales, puisse se transmettre aux arborisations avec lesquelles elle s'entrecroise, il faut, s'il n'existe pas de continuité des fibres, que cette excitation provoque dans la substance environnante un processus dont le produit agirait ensuite comme excitant sur les fibres voisines. On peut admettre que de tels processus chimiques peuvent avoir lieu lorsque l'excitation passe d'une voie de transmission centrale sur une ou plusieurs autres voies de transmission, car le temps exigé pour la conduction intracentrale est relativement grand.

De toute la superficie de la moelle épinière pénètrent à l'intérieur de sa

substance des cloisons conjonctives qui affectent d'abord une direction radiée, puis se divisent en ramifications de plus en plus petites qui pour une part s'anastomosent entre elles. De cette manière il se forme dans la substance blanche des champs allongés plus ou moins bien circonscrits et qui renferment les faisceaux des fibres. Les cloisons de la pie-mère servent à amener et à emmener les vaisseaux.

Les *artères* qui se distribuent dans la moelle épinière sont l'artère spinale antérieure et les deux artères spinales postérieures. La première est bilatérale au moment où elle dérive des vertébrales, mais elle devient bientôt unique et médiane et descend au devant du sillon médian antérieur, sans diminuer notablement de calibre, jusqu'à l'extrémité postérieure de la moelle épinière; les deux artères spinales postérieures sont recouvertes par la rangée des racines nerveuses postérieures; elles dérivent également des artères vertébrales, s'anastomosent, à l'extrémité du cône médullaire, avec l'artère spinale antérieure; chaque artère spinale postérieure envoie régulièrement à travers chaque trou intervertébral une anastomose à l'artère intercostale correspondante. Quelques branches anastomotiques plus rares, mais plus volumineuses et distribuées irrégulièrement, partent également de l'artère spinale antérieure, et vont rejoindre également, en accompagnant les racines nerveuses antérieures, l'artère intercostale. L'artère spinale antérieure émet en outre, sur tout son parcours, de fines ramifications horizontales qui pénètrent jusqu'au fond du sillon longitudinal antérieur, où elles traversent de chaque côté, sur une même rangée, la commissure antérieure, et entrent ainsi dans la substance médullaire. Tout le long de la moelle épinière les artères spinales postérieures, ainsi que leurs ramifications qui s'étendent dans la pie-mère, émettent de petites branches, qui pénètrent suivant une direction radiée dans la substance médullaire. La direction de ces dernières est indiquée par les systèmes des cloisons conjonctives qui accompagnent aussi les petites branches artérielles se dirigeant en grand nombre vers la substance grise. De ces petites branches artérielles partent, au niveau de la substance blanche, des branches latérales qui se résolvent bientôt en un réseau capillaire, entourant les faisceaux de fibres nerveuses; les mailles de ce réseau sont allongées dans la direction longitudinale des fibres de la moelle épinière. Les artères qui pénètrent dans la substance grise y forment un réseau beaucoup plus serré, circonscrivant des mailles polygonales.

A ce réseau capillaire, spécialement à celui de la substance grise, fait suite le système veineux qui aboutit bientôt à deux grosses *veines* situées de chaque côté de la commissure antérieure, et désignées sous le nom de veines centrales

de la moelle épinière. Elles présentent de nombreuses anastomoses transversales qui les relient entre elles, comme aussi elles émettent une série d'autres branches, qui se dirigent horizontalement du fond du sillon longitudinal antérieur vers la surface et s'y anastomosent avec la veine spinale antérieure. Celle-ci est située ainsi à l'entrée de ce sillon antérieur, mais recouverte encore extérieurement par l'artère spinale antérieure. Une autre partie des voies d'écoulement du sang veineux de la moelle épinière se dirige en une direction radiée, à travers la substance blanche, et s'abouche dans les veines de la pie-mère, ou bien dans la veine spinale médiane postérieure, se dirigeant le long du sillon correspondant de la moelle épinière.

Les *voies lymphatiques* de la moelle épinière accompagnent sous forme de gaînes lymphatiques les artères et les veines et sont nommées, à cause de cette disposition, espaces lymphatiques périvasculaires. On peut facilement les injecter en partant des vaisseaux lymphatiques de la pie-mère, et l'on observe alors qu'elles se délimitent de la substance médullaire par une membrane endothéliale. En outre, les éléments nerveux de la moelle épinière paraissent de toutes parts être entourés directement par des espaces interstitiels étroits, très appropriés pour les mouvements du liquide tissulaire ; mais jusqu'ici on ne connait rien de certain sur le rapport qu'auraient ces fentes ou ces canalicules interstitiels avec les vaisseaux lymphatiques proprement dits. La disposition des vaisseaux sanguins et des éléments nerveux dans des gaînes lymphatiques protège ces derniers contre les chocs pulsatiles et contre les tiraillements qui se produiraient lors des modifications du calibre des vaisseaux, si la lymphe, facilement déplaçable, ne constituait pas un coussin protecteur. La disposition des éléments nerveux dans une gaîne lymphatique doit contribuer également à leur nutrition régulière. La présence des gaînes lymphatiques autour des fibres nerveuses peut créer des difficultés pour l'étude des ramifications nerveuses dans la moelle, surtout si l'on s'appuie trop sur certaines méthodes de coloration qui ne colorent pas seulement les cellules nerveuses, les cylindre-axes et les gaînes de myéline, mais aussi les gaînes endothéliales. Les gaînes lymphatiques des fibres nerveuses et des cellules nerveuses peuvent donner naissance à des espaces lymphatiques qui ne doivent pas renfermer nécessairement des éléments nerveux, mais qu'il n'est pas possible de distinguer de ces derniers à l'aide de ces méthodes de coloration.

Au point de vue de sa *fonction*, on peut considérer la moelle épinière comme un organe qui recueille toutes les excitations venant de la périphérie, à l'exception de celles de la tête, et qui les réfléchit directement sous forme de

combinaisons appropriées sur les voies centrifuges, ou les conduit plus loin vers des stations centrales d'un ordre plus élevé, c'est-à-dire vers des stations situées dans la base et l'écorce du cerveau, qui sont elles-mêmes en état de réaliser un plus grand nombre de combinaisons. Conformément à cette fonction, la moelle épinière renferme une projection complète de tous les éléments appartenant aux organes de réaction (à l'exception de ceux de la tête), et cela dans une juxtaposition telle et avec des liaisons de transmission spinale et cérébro-spinale telles, qu'elles assurent, une fois pour toutes, le jeu régulier de synergies faciles et appropriées.

Nous pouvons nous faire une idée de la disposition rigoureusement systématique qui gouverne la structure de la moelle épinière, si nous considérons le fait que toutes les voies nerveuses, amenant les excitations de la périphérie vers la moelle épinière, suivent un chemin différent de celui des voies nerveuses qui transmettent les ondes d'excitation en sens inverse. Quoi qu'il en soit, toutes les voies sensitives (probablement même toutes les voies centripètes) sont renfermées dans les racines postérieures de la moelle épinière; toutes les voies motrices (probablement même toutes les voies centrifuges) sont contenues dans les racines antérieures. L'expression de ce fait représente la *loi de Bell*, dont l'exactitude se laisse démontrer de la manière la plus simple chez la grenouille : sans déterminer des troubles trop graves dans l'ensemble de l'organisme, on peut ouvrir, chez cet animal, la partie terminale du canal rachidien ; on a sous les yeux alors les longues racines qui constituent la queue de cheval et forment les nerfs spinaux destinés aux extrémités postérieures (7me jusqu'au 10me) depuis leur origine, au cône médullaire, jusqu'à leur entrée dans les trous intervertébraux. On sectionne d'un côté les racines postérieures, et de l'autre les racines antérieures de ces nerfs, puis l'on referme soigneusement la plaie. Après avoir laissé à l'animal le temps de se remettre quelque peu de cette opération, on l'examine et on observe qu'il traîne derrière lui, lors de chaque mouvement, comme une masse morte, la patte dont les racines nerveuses antérieures ont été coupées, tandis que les mouvements de l'autre patte semblent normaux. Si l'on attend le moment où l'animal est en repos et se tient immobile, on peut appliquer les plus violents caustiques sur la patte dont les racines nerveuses postérieures ont été coupées, ou bien on peut la comprimer avec une pince, sans que l'animal se départisse du repos. Au contraire, si on mouille seulement l'autre extrémité avec une faible solution d'acide acétique, on provoque aussitôt des mouvements de fuite ou de nettoyage auxquels toutefois cette extrémité elle-même ne prend aucune part active. D'où

l'on peut conclure que la section des racines postérieures a provoqué la paralysie de la sensibilité, tandis que la section des racines antérieures a paralysé la motricité.

Un autre procédé d'expérimentation, qu'il est quelque peu plus difficile d'exécuter, mais qui est plus instructif à divers points de vue, est le suivant : on sectionne à l'intérieur du canal vertébral, d'un côté, toutes les racines de la 7me jusqu'à la 10me paire, aussi près que possible, et de l'autre côté aussi loin que possible de la moelle elle-même. On se procure ainsi quatre faisceaux de racines d'ordre différent : soit 1 le bout des racines postérieures en rapport avec la périphérie, 2 le bout des racines antérieures en communication avec la périphérie, 3 le bout des racines postérieures en communication avec le centre, 4 le bout des racines antérieures en communication avec le centre. Si l'on glisse sous chacun de ces 4 faisceaux une petite lamelle de mica, on peut, en se servant d'une excitation électrique faite prudemment, c'est-à-dire, en évitant la diffusion de l'électricité, observer les phénomènes suivants : L'excitation de 1 reste sans effet ; par l'excitation de 2, mouvement de l'extrémité postérieure correspondante ; par celle de 3, mouvement de la partie antérieure de l'animal ; par celle de 4, aucun effet. La signification de ces résultats, par rapport à la distribution des voies motrices et sensitives dans les racines antérieures et postérieures, s'indique d'elle-même ; mais l'observation faite sur le faisceau 4 nous conduit encore à d'autres considérations. Toutefois, avant de nous y engager, il faut signaler une complication qui survient lorsqu'on fait une expérience analogue chez les mammifères, et qui, avant d'être expliquée, menaça sérieusement de jeter le discrédit sur la loi de Bell.

Quand on excite chez un mammifère les racines antérieures non sectionnées, on obtient non seulement des mouvements dans l'extrémité correspondante, mais encore des manifestations douloureuses générales de l'animal. D'où l'on doit conclure que les racines antérieures renferment des fibres sensitives. Mais ces mouvements douloureux n'apparaissent plus lorsqu'on excite la racine antérieure non sectionnée, après qu'on a coupé les racines postérieures correspondantes, ou bien lorsqu'on excite le bout central de la racine antérieure sectionnée. Comme les manifestations douloureuses surviennent encore quand on excite le bout périphérique d'une racine antérieure sectionnée, aussi longtemps que la racine postérieure correspondante est intacte, on doit admettre que les fibres sensitives, renfermées dans la racine spinale antérieure des mammifères, ne pénètrent pas dans la substance médullaire en compagnie des autres fibres des racines antérieures, mais bien avec les racines postérieures correspondantes.

En réalité, il s'agit ici de fibres nerveuses sensitives de la dure-mère, qui, pour atteindre l'endroit de leur entrée légitime dans la moelle épinière, accompagnent les fibres radiculaires antérieures, font avec ces dernières un petit bout de chemin au delà du point de réunion des deux racines, se réfléchissent ensuite et se mêlent aux fibres sensitives des nerfs spinaux. Ce phénomène paradoxal est connu sous le nom de *sensibilité récurrente*. On l'a retrouvé dans la suite sur des nerfs périphériques : ainsi des branches du nerf facial (nerf moteur) sont redevables de leur sensibilité récurrente à des fibres sensitives du nerf trijumeau, qui s'unissent à elles sur une certaine étendue. L'exception a donc contribué encore à confirmer la règle, et la loi de Bell doit être admise avec la même certitude pour les mammifères que pour la grenouille.

Si la loi de Bell constitue une des acquisitions les plus sûres de la physiologie, on peut en dire autant de la démonstration du rapport anatomique qui existe entre chaque fibre radiculaire antérieure ou motrice et un prolongement cylindre-axile des *grosses cellules ganglionnaires appartenant aux colonnes grises antérieures* de la moelle épinière, dénommées de ce chef, avec raison, cellules ganglionnaires motrices. L'excitation du faisceau radiculaire antérieur, qui est en rapport avec le centre, excitation dont nous avons relevé plus haut le résultat, nous renseigne sur une propriété importante de ces cellules ganglionnaires ; en effet, comme nous savons avec certitude par les expériences démontrant la conductibilité en deux sens, que chaque fibre nerveuse transmet dans les deux directions l'excitation provoquée artificiellement en elle, nous devons conclure que l'excitation, provoquée dans le faisceau radiculaire dénommé, pénètre dans les cellules ganglionnaires motrices à travers les prolongements cylindre-axiles. Comme l'excitation de ce faisceau reste sans effet, il s'ensuit que les prolongements protoplasmatiques de ces cellules, qui doivent servir évidemment à leur amener des excitations centrifuges, ne se trouvent pas ouverts à l'onde d'excitation ayant une direction opposée ; en effet, dans le cas contraire, on devrait s'attendre à des mouvements de l'animal en des régions éloignées, à cause des nombreuses voies de conduction qu'établissent les prolongements protoplasmatiques après leur ramification. Nous apprenons ainsi à connaitre, comme une des fonctions des cellules ganglionnaires, la propriété de réduire à une seule direction la conductibilité en deux sens des fibres nerveuses.

Chaque cellule ganglionnaire motrice représente la *projection* d'une certaine quantité de fibres musculaires primitives ; l'excitation de la première entraine directement l'excitation des dernières. La grande variété de liaisons établies

par les prolongements protoplasmatiques servant à la conduction, paraît rendre possible ce fait, que les fibres musculaires, répondant à des buts différents, peuvent entrer en activité dans les combinaisons les plus variées avec d'autres groupes de fibres musculaires. Il est également possible que les mêmes cellules ganglionnaires, avec leurs fibres musculaires correspondantes, reçoivent l'impulsion à l'activité par les voies des prolongements protoplasmatiques différents, suivant que le complexus du mouvement s'établit par la voie du réflexe ou de la volonté. Il est certain que l'excitation de chaque fibre musculaire se fait toujours par l'intermédiaire de la même cellule motrice. Il n'existe pas pour la conduction motrice de voies qui traverseraient la moelle épinière sans être interrompues par des cellules motrices, et qui passeraient directement dans les racines antérieures (telles que seraient, par exemple, les voies dites volontaires directes). Il faut se rappeler, enfin, que des ondes d'excitation, transmises à la cellule motrice par la voie de certains prolongements protoplasmatiques, exerçent une influence d'arrêt sur l'état d'activité provoquée d'autre part dans la même cellule.

La disposition des cellules ganglionnaires motrices dans l'espace paraît ne pas former des projections circonscrites pour chacun des muscles qui, au point de vue anatomique, constituent des unités. Les cellules qui correspondent à des fibres de muscles différents, semblent plutôt être disposées dans la moelle épinière de telle manière qu'elles forment des groupes correspondant à des synergies courantes. Les cellules ganglionnaires motrices d'un segment médullaire appartiennent généralement aux fibres radiculaires de ce même segment ou à celles d'un segment voisin ; cette disposition est compatible, jusqu'à un certain degré, avec leur groupement d'après la dépendance fonctionnelle, puisque le même muscle reçoit son innervation motrice par la voie de plusieurs racines spinales qui se suivent.

Chaque muscle de l'extrémité postérieure de la grenouille peut être excité au moins par deux racines spinales, plusieurs muscles même, par trois. On peut compter sûrement faire contracter le muscle gastrocnémien par l'excitation de la 8me et de la 9me racine. Ici se présente donc la question de savoir, si le muscle, excité seulement par une racine, réagit seulement par une partie de ses fibres musculaires, ou bien si toutes ses fibres entrent en activité, l'excitation lui étant amenée soit par l'une soit par l'autre racine. Cette dernière condition semblerait utile dans une certaine mesure, puisque une plus grande variété de fonctions serait ainsi assurée au muscle dans ses différentes synergies. On peut imaginer facilement des dispositions qui agiraient en ce

sens, par exemple, il suffirait simplement que chaque fibre musculaire reçoive plusieurs terminaisons nerveuses dont les unes seraient en rapport avec des fibres nerveuses d'une racine spinale, et dont les autres seraient en rapport avec des fibres nerveuses d'une autre racine spinale ; ou bien, il suffirait que l'excitation ne restât pas confinée à la fibre musculaire qui est en rapport continu avec la fibre nerveuse en état d'excitation, mais qu'elle pût agir aussi sur des fibres musculaires voisines. Cette dernière éventualité devrait même être réalisée si l'hypothèse de la décharge était fondée.

Mais on peut démontrer qu'une excitation, qui atteint seulement une partie de la projection centrale du muscle, se transmet seulement aussi à une partie correspondante des fibres musculaires : toute excitation partielle du muscle dans le centre nerveux reste partielle à la périphérie. Un moyen qui nous permet d'apprécier la quantité de fibres musculaires mises en état d'excitation, c'est la mesure de la tension développée par le muscle. En effet, cette tension, l'intensité de l'excitation restant la même, est proportionnelle à la section du muscle ou de la partie du muscle excités. Si donc on mesure la tension (t_a) déterminée par le muscle à la suite de l'excitation maximale d'une racine, ensuite la tension musculaire (t_b) que développe le même muscle à la suite de l'excitation analogue d'une racine voisine puis la tension qui se développe lorsque les deux racines sont excitées simultanément $(t_a + b)$ on trouve finalement que $t_a + t_b = t_a + b$.

Le plus simple processus qui puisse déterminer l'activité des cellules motrices de la moelle épinière, se trouve réalisé lorsque l'incitation est l'effet de stimulations amenées par la voie des racines sensitives du même segment. On peut démontrer ce processus chez des grenouilles dont la moelle épinière est sectionnée immédiatement en arrière du point de sortie de la 8me paire de racines spinales, et à qui on a laissé le temps de se remettre de l'opération. Comme la 10me (la dernière) paire de racines participe très peu à l'innervation des extrémités postérieures, les nerfs moteurs et sensitifs de celles-ci ne communiquent plus entre eux que par le 9me segment médullaire, et, comme l'excitation de la peau d'une extrémité provoque des mouvements dans cette extrémité ainsi que dans l'autre, il faut que l'excitation motrice se soit établie par l'intermédiaire du même segment médullaire dans lequel l'excitation sensitive avait fait son entrée. Les éléments qui sont à la disposition de la transmission de cette excitation sont les fibres radiculaires postérieures, les petites cellules ganglionnaires des cornes postérieures, le réseau de Gerlach, les grosses cellules ganglionnaires des cornes antérieures, les fibres radiculaires antérieures. Le processus lui-même

de cette transmission constitue un *réflexe*; la chaîne d'éléments, qui transmettent ce processus, s'appelle un *arc réflexe*, et dans le cas présent, où la transmission s'achève dans le même segment médullaire, on a un *arc réflexe court*.

Par l'intermédiaire des arcs réflexes de ce genre s'établissent probablement chez l'homme les réflexes dits *tendineux*, dont le prototype est le *phénomène du genou*. Si, dans la position assise, on entrecroise les jambes de telle manière que la cuisse reste soutenue et que la jambe proprement dite pende librement, on provoque, par un coup sec du bord cubital de la main sur le ligament patellaire, une contraction subite du muscle quadriceps ; la jambe se trouve portée en avant et en haut. On a essayé d'expliquer ce phénomène par une excitation musculaire directe, déterminée par un étirement ou une extension subite ; mais il y a lieu de faire valoir contre cette explication qu'on n'a pu jusqu'ici déterminer l'excitation des muscles isolés par l'étirement ou l'extension. En outre, on a vu chez des animaux, qui présentent également les réflexes tendineux, ces phénomènes disparaître après la section du tronc nerveux principal ou des racines spinales de l'extrémité, tandis que ces mêmes réflexes persistent après la section de la moelle épinière au-dessus de la région lombaire ; il y a donc en jeu dans le cas présent des réflexes transmis par la moelle lombaire elle-même.

Il semble qu'on doit attribuer une origine analogue, c'est-à-dire, faire intervenir les arcs réflexes courts, au *tonus* permanent dans lequel se trouve la musculature totale du corps en dehors des cas spéciaux où elle est mise à contribution pour atteindre des effets déterminés. Ce tonus de la musculature devient surtout très évident si on observe, chez une grenouille suspendue, l'attitude des extrémités postérieures, dont l'une a été privée de sa communication avec le système nerveux central. Tandis qu'une extrémité possède une légère flexion dans toutes ses articulations et persiste longtemps dans cet état, l'autre extrémité, dont les nerfs sont sectionnés, se trouve, dès le premier moment de la section, dans la plus forte extension que l'effet de la pesanteur peut établir.

D'autres arcs courts, qui trouvent également leur centre dans la moelle lombaire, sont ceux qui constituent la partie réflexe de la *défécation* et de la *miction*, de l'*érection* et de l'*éjaculation*, ainsi que des *mouvements utérins*. Mais il y a lieu de noter que dans l'évolution normale de ces processus interviennent des excitations qui descendent du cerveau à la suite d'excitations centripètes y amenées de loin. Ainsi la réplétion de la vessie excite des nerfs

contenus dans la paroi vésicale; cette excitation détermine d'une manière purement réflexe, par l'intermédiaire de la moelle lombaire (au niveau du 3me jusqu'au 5me nerf sacré), la contraction du *detrusor vesicae*. La miction peut encore être suspendue alors par la contraction volontaire du sphincter; mais elle survient aussitôt qu'il n'existe plus de raison pour cet acte volontaire, ou bien si la conductibilité médullaire est interrompue au-dessus de l'arc réflexe court. Vers la fin de la miction on observe une contraction rhythmique des muscles du canal de l'urèthre, qui s'établit d'abord d'une manière purement réflexe à travers la moelle lombaire, mais qui peut être continuée ou interrompue volontairement. La contraction du *detrusor* est soustraite à l'influence directe de la volonté; mais s'il existe une stimulation vésicale qui, par elle-même, ne franchit pas encore le seuil de l'excitation consciente, cette contraction peut être provoquée par des représentations volontaires continues ayant trait à la miction. L'intervention de de la presse abdominale, pour autant qu'elle se produise dans la miction, est surtout volontaire; mais elle peut aussi être de nature réflexe lors d'une forte tension vésicale déterminée par l'urine. Des considérations analogues s'appliquent, *mutatis mutandis*, aux autres fonctions des organes pelviens.

La moelle épinière de grenouille est le centre d'*arcs réflexes longs*, c'est-à-dire d'arcs qui se terminent dans des segments de la moelle situés à une certaine distance des points d'entrée et de sortie des fibres radiculaires correspondantes centripètes et centrifuges. Cette affirmation est démontrée comme ceci : après décapitation de l'animal, on enlève les extrémités antérieures avec la ceinture de l'épaule et les viscères abdominaux; on résèque alors, en ménageant prudemment la moelle épinière, les quatre premières vertèbres; sur la partie supérieure de la moelle épinière ainsi isolée et couchée sur du papier buvard, on peut faire agir, en une région strictement localisée, une solution de strychnine, substance qui possède la propriété d'exagérer les réflexes. Après une certaine durée de l'action localisée de la strychnine sur la partie supérieure de la moelle épinière, on obtient, à la suite de l'irritation de la peau des extrémités postérieures, des contractions toniques des fléchisseurs de ces dernières; ces contractions ne se produisent plus, si l'on sectionne la partie strychninisée de la moelle épinière. On doit admettre, en conséquence, que, dans la partie supérieure de la moelle épinière de grenouille, il existe des éléments qui transmettent des excitations, amenées centripètalement par les racines lombaires, à des voies centrifuges appartenant également aux racines lombaires, et que ces éléments sont fortement influencés dans leur excitabilité

par la strychnine ; comme la strychnine n'augmente pas l'excitabilité des fibres nerveuses périphériques, nous avons des raisons pour admettre que les éléments qui transmettent les réflexes sont des cellules. Il n'existe pas de grosses cellules ganglionnaires motrices pour les extrémités postérieures dans la partie supérieure de la moelle épinière. Ce fait résulte du retard, déjà signalé plus haut, de l'effet moteur par l'excitation de cette partie de la moelle épinière. Nous apprenons par là que les petites cellules ganglionnaires de la moelle épinière établissent aussi des réflexes dans la moelle, et même des réflexes portant sur une catégorie déterminée de groupes musculaires synergiques (dans le cas présent, les muscles fléchisseurs).

Il s'agit ici probablement d'un *centre de coordination* pour l'attitude préparatoire au saut, qui, dans la vie de la grenouille, joue un rôle très important. Ce centre comprend donc vraisemblablement un certain nombre de petites cellules ganglionnaires, appartenant aux colonnes postérieures grises ; ces cellules transmettent les excitations qui leur arrivent à des cellules motrices situées pour une part à une distance très éloignée, et cette transmission s'opère dans des combinaisons telles que l'on voit surgir les complexus moteurs nécessaires à l'attitude préparatoire du saut. Les cellules nerveuses de ce centre de coordination peuvent recevoir l'excitation ou bien par la voie des fibres radiculaires postérieures, et elles ne servent alors que d'intermédiaires réflexes, ou bien par la voie des faisceaux cérébro-médullaires, et alors elles sont les instruments de la volonté.

Il existe peu de preuves pour démontrer que dans la moelle épinière des mammifères se trouvent des mécanismes réflexes analogues, capables de suffire à la production de mouvements appropriés à un but et coordonnés d'une façon complexe. Force nous est en tout cas d'admettre qu'ici encore des mesures sont prises pour permettre l'activité synergique des combinaisons compliquées des éléments moteurs, et cela grâce à des fibres de transmission et à des pièces de raccordement ; toutefois la centralisation de telles synergies spinales, indispensables à l'exécution de mouvements répondant parfaitement à un but donné, s'opère probablement au-dessus de la moelle épinière. Quoique la moelle épinière des mammifères soit donc également très riche en chaînons servant à la confection d'arcs réflexes longs, ces arcs néanmoins ne trouvent pas leur jointure dans la moelle, mais en des régions plus élevées du système nerveux central, où non seulement des impressions sensibles amenées par la voie spinale, mais même celles amenées par les nerfs cérébraux, peuvent exercer leur part d'influence sur l'adaptation que les complexus moteurs doivent offrir vis-à-vis des circonstances extérieures.

A part les muscles du squelette et les muscles des viscères cités ci-dessus, les glandes, notamment les glandes sudoripares, et l'appareil vasculaire constituent aussi des organes à réaction, dont les éléments ont leur projection dans la moelle, c'est-à-dire, sont reliés avec des cellules nerveuses de la moelle par une simple voie de conduction centrifuge, de telle façon que leur activité répond exactement à l'excitation de ces cellules. La moelle épinière renferme, sans aucun doute, des éléments cellulaires pour les *glandes sudoripares*, éléments capables de réfléchir sur des nerfs sécréteurs des impressions sensibles amenées de la surface cutanée. Ces mêmes éléments entrent vraisemblablement en activité, lorsque la sécrétion sudorale est stimulée par des centres situés au-dessus de la moelle épinière. Ils paraissent être excitables aussi d'une manière automatique, c'est-à-dire, être capables de recevoir cette stimulation qui se produit, d'une manière autochthone, sous l'influence de certaines propriétés du sang. On peut appeler l'ensemble de tels éléments les *centres sudoripares de la moelle épinière;* mais on ne connait rien d'exact sur leur siége, ni leurs communications intracentrales.

Ce qui précède s'applique également aux *centres vasculaires de la moelle épinière,* dont l'existence d'ailleurs ne peut être mise en doute. Quant à leur communication avec la périphérie, on sait du moins que les fibres nerveuses servant à cet usage se rendent au sympathique par l'intermédiaire des *rami communicantes*, et qu'après un trajet plus ou moins long dans le cordon central du sympathique, elles s'unissent aux troncs nerveux périphériques. On a démontré que les fibres vaso-constrictives des extrémités postérieures de la grenouille et les nerfs érecteurs du mammifère, qui sont des nerfs vaso-dilatateurs des corps érectiles, sortent des racines spinales antérieures. Quant aux vaso-dilatateurs compris dans le sciatique des mammifères, on prétend qu'ils proviennent des racines postérieures.

On doit considérer comme un point encore douteux la question de savoir si les fibres nerveuses constrictives et dilatatrices des vaisseaux se rendent directement aux fibres musculaires de ceux-ci, ou bien si elles passent par des cellules nerveuses périphériques. On a formulé l'hypothèse qu'il existe, à la périphérie, des cellules ganglionnaires, dont l'état d'excitation régit le tonus des vaisseaux, dont l'activité propre est augmentée par les nerfs constricteurs, diminuée par les nerfs dilatateurs. Il faut cependant ne pas oublier qu'en dehors du champ d'action des nerfs érecteurs, l'on n'est pas encore parvenu à démontrer avec certitude la présence de pareilles cellules ganglionnaires.

A côté des centres vaso-constricteurs prennent place le centre cilio-spinal (de

Budge), puis les centres accélérateurs du pouls, placés dans la partie supérieure de la moelle dorsale, et enfin les centres pour la contraction du rectum, situés dans la moelle lombaire.

Le *centre cilio-spinal* a son siége dans la partie inférieure de la moelle cervicale ; il envoie, par l'intermédiaire du ganglion étoilé, des fibres au sympathique cervical, et produit, par l'accroissement de son activité, la dilatation pupillaire. Il peut être mis en activité par des irritations sensibles intenses provenant de toute la surface cutanée ou bien d'un centre situé plus haut, dans la base du cerveau.

Les *centres accélérateurs du pouls* appartenant à la moelle dorsale supérieure envoient des fibres par les six *rami communicantes* supérieurs au cordon central du sympathique ; ces fibres passent ensuite par le ganglion étoilé, et se dirigent vers le cœur, en formant les « nerfs accélérateurs ».

Chez le chien deux catégories de fibres, qui ont apparemment leur centre dans la moelle lombaire, se rendent au rectum ; les unes font route avec les nerfs érecteurs, les autres avec les nerfs hypogastriques. Les premières exercent une action excitante sur les muscles longitudinaux, et une action inhibitrice sur les muscles circulaires du rectum ; les secondes exercent une action excitante sur les muscles circulaires et inhibitrice sur les muscles longitudinaux. Des fibres de la première catégorie se rendent à l'intestin grêle par les nerfs splanchiques, des fibres de l'autre catégorie par les nerfs vagues.

Une influence spéciale, tout aussi indéniable dans son existence qu'obscure dans son essence, exercée par la moelle épinière sur les éléments des tissus périphériques, c'est l'influence *trophique*. Le fait de ce genre le mieux connu c'est que les fibres nerveuses motrices et leurs terminaisons dans les muscles dégénèrent, soit quand elles sont séparées des cellules ganglionnaires correspondantes des colonnes grises antérieures, soit quand ces dernières elles-mêmes sont atteintes de lésion pathologique ou d'atrophie. D'une part, les fibres musculaires paraissent dans ce cas ne pas devoir participer nécessairement à la dégénérescence ; mais d'autre part, elles peuvent, de leur côté, tomber aussi en dégénérescence, alors que leurs cellules ganglionnaires, avec les fibres nerveuses et les terminaisons nerveuses correspondantes, sont intactes. Les fibres nerveuses centripètes ont leur centre trophique dans les ganglions spinaux ; au cas où elles en sont séparées, elles dégénèrent, et cela aussi bien dans le domaine de leur trajet à travers les nerfs périphériques, que dans les racines postérieures et les prolongements de celles-ci dans leur système de conduction à travers la moelle. Certains éléments des os, du tissu connectif interstitiel et de la peau

sont aussi probablement sous la dépendance trophique de la moelle épinière. Les influences trophiques semblent partir du même segment de moelle épinière, que les autres influences nerveuses pour une région ou partie du corps, c'est-à-dire de la substance grise où les nerfs, se rendant aux tissus correspondants, prennent leur origine.

Ce sont surtout les observations cliniques qui ramènent toujours à faire admettre que certains éléments des tissus périphériques sont influencés directement par les nerfs dans leurs conditions nutritives. Un exemple typique de ce genre nous est fourni par l'éruption vésiculaire cutanée, accompagnée de douleurs, qui apparaît sur le trajet et le territoire des nerfs intercostaux en cas de maladie de ceux-ci ou des ganglions spinaux correspondants (herpes zoster). Sur le terrain expérimental nous connaissons des troubles nutritifs, se produisant assurément après une section nerveuse : tels l'ulcération de la cornée après la section intracranienne du trijumeau. On a cependant, et à juste titre, mis en doute le point de savoir si l'effet dans ce cas était dû à l'absence d'un influx nerveux trophique ; car, de par la section nerveuse, l'œil et les tissus environnants deviennent insensibles, et ainsi l'animal se trouve privé d'un moyen qui lui permettait de préserver l'œil contre les influences nocives. En effet, l'ulcération ne se produit pas si l'on réunit par suture les paupières, ou si l'on place par suture l'oreille du lapin en expérience dans une position telle qu'elle protège l'œil. Une autre preuve expérimentale du même genre est fournie par la chute des poils, qui ne se produit pas régulièrement, mais dans un nombre relativement considérable de cas, et qui affecte une région déterminée, derrière l'oreille du chat (région jouissant, de par sa position même, d'une protection naturelle), après la section du deuxième nerf cervical au niveau de sa sortie du canal vertébral. On ne peut ici mettre en ligne de compte les troubles de la sensibilité ; mais il faut tenir note de l'objection, que l'innervation vasculaire a dû être lésée en cet endroit. On a mis en avant la probabilité que des fibres nerveuses vasculaires ne quittent pas la moelle par la voie de la deuxième racine cervicale — comme c'est en général le cas pour les racines cervicales supérieures. Toutefois une preuve rigoureuse de ce fait n'existe pas encore ; on a démontré en outre que des nerfs vasomoteurs accompagnant l'artère vertébrale se fusionnent avec les racines cervicales supérieures.

En principe on ne rencontre pas de difficultés à se représenter la possibilité d'une influence nerveuse trophique sur les éléments tissulaires. Là où nous connaissons bien l'influence des nerfs sur des tissus excitables, tels que les muscles et les glandes, nous voyons les formes d'activité se modifier sous

l'influence nerveuse. Or, ces formes d'activité de tissus excitables comprennent la fonction, la nutrition et la formation. Tout tissu excitable ne peut être compris comme tel qu'en admettant l'existence de processus chimiques qui s'accomplissent d'une façon continue dans son intérieur; l'évolution de ces processus chimiques doit pouvoir être différente, et selon qu'elle suit l'une ou l'autre direction, elle devra produire ce que nous appelons fonction, nutrition ou formation. Lors de la fonction, l'énergie potentielle emmagasinée devient libre sous forme de travail extérieur; la fibre musculaire se contracte, la cellule glandulaire sécrète, etc.. Lors de la nutrition, l'énergie potentielle chimique s'emmagasine par suite de fixation de matière, et le volume s'accroît. Lors de la formation, se produisent des différenciations morphologiques ou des divisions en un plus grand nombre d'individus. La direction suivie par le processus chimique dans les tissus excitables dépend assurément, en premier lieu, des manières d'être du milieu immédiatement ambiant; mais elle dépend aussi dans certaines circonstances, l'expérience le prouve, de l'excitation amenée par voie nerveuse; ainsi elle est influencée par la direction que prend la fonction des muscles et des glandes, ou la nutrition des glandes. Il n'y a donc rien de forcé à croire que dans d'autres éléments tissulaires aussi, les processus nutritifs puissent être gouvernés par des influences nerveuses.

Outre les fibres nerveuses, les cellules ganglionnaires prennent une part active à toutes les fonctions de la moelle épinière, que nous avons jusqu'ici passées en revue. Les *cellules nerveuses* doivent être considérées partout comme des pièces de raccordement entre les voies d'excitation; cependant à plusieurs d'entre elles revient aussi la propriété de subir une excitation autochthone (nommée automatisme), c'est-à-dire, une excitation qui ne leur est pas amenée par des voies nerveuses, mais qui, une fois produite, se propage à d'autres éléments centraux ou périphériques par les voies normales de conduction. Cette excitation autochthone trouve son origine dans des modifications physiques et chimiques du milieu qui entoure immédiatement les cellules. Le prototype de pareilles cellules ganglionnaires, excitables d'une manière autochthone, est fourni par celles du centre respiratoire dans la moelle allongée, cellules qui sont excitées par la teneur du sang en anhydride carbonique ou par la chaleur fébrile du sang. D'après plusieurs auteurs, les cellules ganglionnaires motrices de la moelle épinière, qui donnent directement naissance aux fibres motrices innervant les muscles respiratoires, et qui — par opposition au centre respiratoire de la moelle allongée, régularisant l'activité tout entière de la respiration — peuvent être considérées comme les centres des muscles respiratoires, possèderaient

aussi une excitabilité autochthone, en ce sens que les excitations nécessaires à l'entretien des mouvements respiratoires normaux pourraient naître dans ces cellules, ou même naitraient habituellement en elles. C'est peut-être le cas pour des animaux inférieurs (insectes) ou pour des animaux supérieurs dans leur toute première jeunesse. Chez les mammifères adultes, qui se sont remis quelque peu du choc de la décapitation par une respiration artificielle prolongée pendant des heures, on a vu, après cessation de la respiration artificielle, survenir des modifications dans le volume thoracique; mais elles sont très irrégulières, et ne peuvent qu'entretenir pour peu de temps les phénomènes de vie, d'autant plus que la température animale, et parallèlement à celle-ci, l'intensité des processus chimiques des tissus, ont subi un abaissement très considérable.

Comme nous l'indiquions plus haut, il est probable que, dans les conditions normales, l'excitabilité autochthone des cellules ganglionnaires des centres sudoripares de la moelle épinière joue un rôle. Si les relations deviennent anormales, l'excitation peut sans doute naître dans toutes les cellules nerveuses de la moelle épinière : c'est ce qui ressort de phénomènes pathologiques se présentant chez l'homme, comme aussi des convulsions qui surviennent chez différents animaux tués par décapitation. Toutes les cellules nerveuses de la moelle épinière, même celles qui possèdent normalement l'autochthonie, semblent, du reste, former des pièces de raccordement pour la conduction de l'excitation, et paraissent être au moins bipolaires. Elles auraient donc à conduire plus loin, non seulement les excitations nées en elles, mais aussi celles qui leur sont amenées par les voies nerveuses.

Les cellules nerveuses, en tant que pièces de raccordement des voies de conduction, remplissent des fonctions importantes. Le retard considérable subi par la conduction dès qu'on la mesure sur des voies de conduction qui comprennent une partie du système nerveux central, doit probablement être attribué à des processus spéciaux, auxquels le passage de l'excitation par des cellules nerveuses est lié. Un retard pourrait encore avoir lieu dans la substance intermédiaire qui, dans le réseau fibrillaire de Gerlach, sert à transmettre l'excitation, surtout s'il n'existe pas de continuité entre les dendrites de ce réseau. On peut s'attendre à ce retard partout où la voie de conduction présente une structure histologique ou une réaction autre que celles de la fibre nerveuse périphérique. Dans les ganglions spinaux il n'existe rien en dehors des cellules, et comme la conduction y subit également un retard, il faut bien attribuer l'existence de ce retard au passage de l'excitation à travers les cellules.

Les cellules nerveuses constituent des points collecteurs pour les excitations

qui, amenées par différentes voies, doivent être conduites plus loin par une seule voie ou par des voies en nombre restreint; c'est ce que nous avons déjà constaté pour les cellules ganglionnaires motrices des colonnes grises antérieures. D'autres fois les cellules nerveuses distribuent les excitations, qu'elles ont reçues par une ou par peu de voies, à des groupes entiers d'éléments, et cela par l'intermédiaire du nombre considérable de voies qu'elles émettent. Ces groupes d'éléments sont ainsi mis simultanément à contribution pour produire une activité synergique. Une telle fonction est remplie, entre autres, par les petites cellules ganglionnaires du centre fléchisseur de la moelle épinière chez la grenouille, ainsi que nous pouvons le conclure avec vraisemblance de l'effet obtenu par l'influence de la strychnine appliquée aux abords de ce centre (voir page 121).

Les ondes d'excitation subissent généralement, lors de leur passage à travers les cellules nerveuses, des modifications d'intensité. Le sens et l'étendue de ces modifications dépendent de l'état des cellules, qui peuvent être influencées par des excitations amenées simultanément par une autre voie. Un cas spécial de telles modifications est celui où des excitations qui arrivent dans les cellules et qui sont ordinairement transmises plus loin à des voies motrices, se trouvent supprimées complètement, en sorte que les mouvements auxquels on devait s'attendre ne surviennent pas. Ces processus constituent l'*arrêt* ou l'*inhibition*, et les voies qui servent à les amener aux cellules nerveuses s'appellent voies d'arrêt ou d'inhibition. Dans le système nerveux central de la grenouille, des voies de cette espèce partent des lobes optiques pour aller se terminer dans les cellules nerveuses de la moelle épinière. Il est probable que ces voies d'inhibition cérébro-médullaire sont très fortement développées chez l'homme. C'est au moins ce que tend à prouver le fait remarquable que le tronc des individus décapités tombe tout flasque, sans présenter de mouvements ou de raideur convulsifs, tandis que le tronc de chien ou de lapin décapités présente des convulsions intenses.

Il est très probable que le choix de la voie, prise effectivement par les excitations parmi les différentes routes qui leur sont ouvertes, est fixé par certains états des cellules nerveuses dépendant d'autres excitations qui y arrivent en même temps. Il faut concéder au moins que de tels dispositifs doivent être très profitables à l'adaptation, c'est-à-dire très utiles pour que les complexus des mouvements s'adaptent à chaque instant aux conditions extérieures et aux impressions sensorielles qui en résultent. L'opisthotonos de l'intoxication par la strychnine nous montre combien la moelle épinière devient un organe

contraire, pour ainsi dire, à sa destination lorsque l'excitation ne choisit plus parmi les différentes voies préformées qui lui sont ouvertes, mais s'engage simultanément, avec une intensité égale, dans toutes les voies.

Les fibres nerveuses de la moelle épinière ne servent ici, comme partout ailleurs, qu'à la conduction de l'excitation, qui jamais normalement ne prend naissance en elles. On a prétendu encore que les fibres nerveuses de la moelle épinière, autres que celles qui forment les prolongements immédiats des fibres radiculaires, ne répondent par une excitation à aucun excitant artificiel. Les unes, quoique elles-mêmes insensibles, seraient *esthésodiques* et les autres seraient *kinésodiques*, mais non motrices à proprement parler. En ce qui concerne cette dernière catégorie, on a pu avec beaucoup de vraisemblance réfuter cette affirmation pour les cordons antérieurs de la moelle épinière chez la grenouille.

La transformation d'une voie de conduction unique en un nombre plus grand s'établit le plus souvent à l'intérieur du myélencéphale par l'intermédiaire des cellules nerveuses intercalées; mais celles-ci ne sont pas indispensables, car on a constaté que cette transformation s'opère également lors du passage des fibres radiculaires postérieures dans le réseau fibrillaïre de Gerlach.

Les *systèmes de transmission* établis dans la moelle épinière par les fibres nerveuses peuvent être divisés en trois catégories. D'abord le réseau fibrillaire de Gerlach constitue à l'intérieur de la substance grise une très grande variété de communications entre les divers éléments cellulaires de l'organe; cette variété est même plus grande que celle qui, d'après les prévisions, sera jamais utilisée pour la transmission. Un second système sort de la substance grise, s'infléchit dans la substance blanche et quitte cette dernière pour revenir dans la première. Les fibres de cette catégorie relient entre elles d'une manière systématique les cellules ganglionnaires de la moelle épinière et servent à établir des synergies courantes ayant un but déterminé. Le troisième système sort également de la substance grise pour entrer dans la substance blanche, mais reste dans cette dernière et se rend, sans subir de nouvelle interruption dans la moelle épinière, directement aux éléments cellulaires de la base du cerveau; peut-être même partiellement, sans subir d'interruption cellulaire dans la base du cerveau, se rend-il directement aux cellules ganglionnaires de l'écorce cérébrale.

Les fibres de la seconde catégorie doivent être recherchées manifestement dans les systèmes du manteau blanc de la moelle épinière dont le diamètre n'augmente pas d'une manière continue de bas en haut, mais augmente ou diminue d'après le nombre des éléments cellulaires de la substance grise. Tels

sont les cordons cunéiformes de Burdach et les restes des cordons antéro-latéraux. La troisième catégorie de fibres doit plutôt se trouver dans les systèmes de fibres qui augmentent d'une manière uniforme de bas en haut; tels sont les cordons cunéiformes de Goll, les voies pyramidales des cordons antérieurs et latéraux, et les cordons cérébelleux latéraux. La signification fonctionnelle de ces systèmes de conduction est multiple : généralement ils établissent des liaisons systématiques entre des groupes de cellules ganglionnaires de la moelle épinière et des groupes de cellules ganglionnaires de la base et de l'écorce du cerveau; ils servent ainsi aux mouvements coordonnés réflexes et volontaires, ainsi qu'à la sensation consciente.

On connaît le mieux les rapports et les fonctions des voies pyramidales : elles constituent les prolongements centrifuges de ces fibres de la couronne rayonnante qui proviennent de la partie de l'écorce cérébrale appelée sphère motrice, et elles servent à l'exécution des mouvements volontaires. Si on interrompt leur continuité, elles dégénèrent en direction descendante, dégénérescence qui ne s'étend pas aux racines antérieures. Il faut donc admettre que les voies pyramidales s'infléchissent totalement dans la substance grise, et qu'elles sont mises en rapport avec les fibres radiculaires motrices par l'intermédiaire de cellules nerveuses, probablement par les mêmes grosses cellules des colonnes grises antérieures qui servent aux mouvements réflexes.

Les voies pyramidales conduisent les impulsions qui provoquent des mouvements coordonnés et déterminés; dans la décussation pyramidale, ou bien plus bas dans la commissure antérieure, elles passent d'ordinaire complètement d'un côté à l'autre. Mais l'excitation de la sphère motrice de l'écorce cérébrale, située chez le chien alentour du sillon cruciforme, ne provoque pas seulement des mouvements coordonnés dans l'extrémité postérieure opposée, elle provoque aussi un spasme tonique dans l'extrémité correspondante. Les fibres nerveuses qui déterminent ce dernier effet s'entrecroisent dans la décussation des pyramides, puis retournent sur le premier côté entre la 2me vertèbre cervicale et la 12me vertèbre thoracique : elles franchissent donc deux fois la ligne médiane.

En dehors des voies pyramidales, il existe encore dans la moelle épinière un grand nombre de voies pour la conduction motrice; elles servent à établir des synergies et sont représentées, en partie par les fibres amyéliniques du réseau de Gerlach dans la substance grise, en partie par des fibres nerveuses myéliniques répandues également dans la substance grise, comme aussi par celles de la commissure antérieure, et surtout par celles des restes du cordon antéro-

latéral. A cette catégorie de fibres appartiennent, par exemple, les voies motrices des cordons latéraux qui relient les cellules du centre respiratoire de la moelle allongée avec les cellules des centres spinaux des muscles respiratoires. Les voies dont la fonction présente le plus proche rapport avec les voies motrices, sont les voies inhibitives; mais on ne connaît rien de certain sur leur trajet dans la moelle épinière.

Pour ce qui concerne la conduction centripète à l'intérieur de la moelle épinière, il faut d'abord considérer les voies qui transmettent à la conscience des impressions sensorielles localisées de natures différentes; ensuite les voies qui permettent l'apparition de sensations générales, dont la plus importante est la douleur; enfin les voies qui constituent des parties d'arcs réflexes courts ou longs. Le fait que nous pouvons localiser exactement les impressions sensitives de la peau dans des limites étroites, et cet autre fait que nous sommes obligés d'admettre des voies de transmission spéciales pour les impressions de pression, de chaleur et de froid, ces deux faits conduisent à regarder comme probable l'idée que les fibres de la première catégorie constituent des voies de transmission directes vers le cerveau; mais il n'est pas pour cela interdit d'admettre que les fibres de la seconde et de la troisième catégorie constituent des ramifications latérales des fibres de la première. On est tenté de placer les voies de transmission directe vers le cerveau dans les cordons cunéiformes de Goll. En tout cas les impressions tactiles sont transmises par les cordons blancs postérieurs. Les voies sensitives des arcs réflexes courts se trouvent vraisemblablement, d'après les prévisions, dans le faisceau fondamental du cordon postérieur, et aussi, pour les extrémités inférieures, dans le faisceau fondamental du cordon latéral.

La conduction à travers la substance grise s'opère exclusivement pour les impressions de douleur. On fait intervenir également la substance grise pour la conduction de la sensation de chaleur, tandis que l'impression de froid serait, d'après l'avis de tous les auteurs, transmise par les cordons blancs postérieurs. Il est certain que les impressions qui provoquent la sensation de douleur et de chaud, apparaissent dans le sensorium moins vite que les impressions qui déterminent une sensation de contact ou de froid.

Toutes les catégories de fibres qui servent à la conduction sensitive subissent un entrecroisement, au moins partiel, à travers la commissure postérieure bientôt après leur entrée dans la moelle épinière par les racines postérieures.

Un fait très remarquable concernant la conduction sensitive est le suivant : après l'hémisection de la moelle épinière il existe, en-dessous du niveau de la section, de l'anesthésie du côté opposé, mais de l'hyperesthésie du même côté.

Les arcs réflexes longs comprennent dans leurs parties sensitives une espèce intéressante de fibres, qui ont pour fonction de transmettre au mésocéphale les excitations provoquées par des mouvements de membres ou par des pressions musculaires dans les appareils terminaux sensitifs des muscles, des tendons, des articulations et de la peau ; ces excitations arrivant dans le mésocéphale interviennent dans la régularisation convenable des complexus de mouvement qui, à chaque instant, doivent s'adapter aux conditions d'équilibre du corps et à la résistance extérieure. On a désigné, d'une manière peu heureuse, les fibres de cette catégorie sous le nom de *fibres du sens musculaire*, et on a admis qu'elles pénètrent dans la moelle épinière par les racines antérieures. La justification de cette hypothèse est douteuse. Ce qui est certain c'est que l'ataxie locomotrice, qu'il faut attribuer à des interruptions de conduction dans les fibres de cette catégorie, est liée à des altérations des cordons blancs postérieurs. A ce système de fibres appartiennent probablement aussi celles des cordons cérébelleux latéraux, dont la nature centripète ressort de leur dégénérescence ascendante après la section.

Les faits les mieux constatés qui concernent la conduction effectuée par la moelle épinière se résument dans les propositions suivantes :

1° La section ou l'altération des cordons blancs postérieurs supprime la sensibilité tactile dans les parties situées plus bas, mais laisse persister la sensibilité douloureuse.

2° Le trouble de la conduction dans la substance grise sur une étendue longitudinale limitée supprime la sensibilité douloureuse et laisse persister la sensibilité tactile.

3° Le traumatisme ou l'altération des cordons postérieurs à la hauteur de la moelle lombaire détermine une diminution de la sensibilité tactile à la région anale et périnéale, tandis que la sensibilité et la motilité des extrémités inférieures restent intactes ; au contraire, les lésions qui portent sur les cordons latéraux de la moelle lombaire ont pour les extrémités inférieures la même signification que celles des cordons postérieurs de la moelle dorsale et cervicale pour les extrémités supérieures.

4° Si une partie de la section transversale de la substance grise est détruite en même temps que les cordons postérieurs sont altérés, alors survient un ralentissement de la sensation d'autant plus grand que la surface de section de la substance grise laissée intacte est plus petite ; mais si la conduction s'est conservée dans les cordons postérieurs, le ralentissement ne survient que pour la sensation de douleur et de chaud, tandis que la conduction de la sensation du tact et de froid s'effectue avec la vitesse normale.

5° Les lésions limitées longitudinalement et qui s'étendent à toute la section des cordons postérieurs et à toute la section de la substance grise sont suivies d'anesthésie complète dans les parties du corps situées plus bas, ainsi que de parésie ou paralysie partielle du mouvement.

6° La désorganisation d'un cordon antérieur et d'un cordon latéral, combinée avec celle de la plus grande partie de la substance grise, provoque la paralysie motrice du même côté.

7° La lésion d'une moitié de la moelle épinière est suivie de paralysie motrice presque complète et d'hyperesthésie du côté lésé, avec troubles très légers dans le mouvement et anesthésie complète du côté opposé.

8° La compression ou la section totale de la moelle épinière augmente les réflexes dans la partie située plus bas.

9° Si la destruction de la moelle épinière est circonscrite, les réflexes qui trouvent leur centre dans la moelle lombaire (miction, défécation, tonus vasculaire) s'accomplissent d'une manière à peu près normale, mais ils ne peuvent plus être influencés par la volonté.

10° La nutrition des parties périphériques (muscles, nerfs, os, articulations, peau, etc.) demeure intacte dans les différentes maladies de la moelle, aussi longtemps que la substance grise correspondante reste inaltérée.

Manteau cérébral.

Lors de l'étude de la moelle épinière, nous avons appris à connaître en détail les divers éléments qui permettent de comprendre physiologiquement la structure d'un système nerveux central ; or, des éléments analogues, groupés d'après un ordre différent, parfois très compliqué, se retrouvent dans le cerveau : il s'agit également ici de groupements de substance blanche, dans laquelle n'existent absolument que des voies de conduction nerveuse, et de substance grise dans laquelle les éléments cellulaires prédominent. Le rapport entre la substance grise et la substance blanche présente la plus grande simplicité dans le manteau cérébral qui comprend les deux hémisphères cérébraux reliés par le corps calleux, et qui s'étend jusqu'aux gros ganglions de la base du cerveau. Une couche continue de substance grise forme l'écorce des hémisphères en-dessous de laquelle se trouvent des masses très considérables de substance blanche. L'écorce présente des contours multiples ; des fentes profondes nommées *sillons* y délimitent des éminences nommées *gyri* ou circonvolutions. De cette manière la surface dont dispose l'écorce grise se trouve très agrandie. Les

membranes enveloppant le cerveau sont constituées d'une manière tout à fait analogue à ce qui existe pour la moelle épinière ; entouré immédiatement par la pie-mère, l'organe flotte également dans le sac de la dure-mère. La pie-mère cérébrale, très riche en vaisseaux, entoure chacune des circonvolutions jusqu'au fond des sillons et ménage partout l'entrée des vaisseaux dans l'écorce grise. Cette dernière est formée de couches d'éléments cellulaires variés ; la structure y est relativement compliquée ; elle se modifie même dans les différentes parties et les différents endroits de l'écorce ; mais jusqu'ici la signification physiologique de ces variations n'est pas éclaircie.

On doit distinguer dans *la substance blanche* du manteau cérébral trois systèmes de fibres : en premier lieu les *fibres commissurales* qui relient entre elles, à travers le corps calleux, les points correspondants des deux hémisphères et forment la commissure principale du manteau cérébral ; en second lieu, les fibres qui, de chaque côté, se détachent de l'écorce cérébrale et se dirigent vers la base du cerveau ; en troisième lieu, les fibres qui mettent en rapport des points différents de l'écorce d'un même hémisphère. Les fibres de la deuxième catégorie, nommées *fibres de la couronne rayonnante*, s'entrecroisent avec les fibres du corps calleux au milieu du centre semioval de Vieussens, qui constitue la masse principale de substance blanche du manteau cérébral. Les fibres de la 3me catégorie, nommées *fibres d'association*, décrivent un trajet arciforme. Les fibres de la couronne rayonnante, ainsi que les faisceaux de fibres analogues, tel que le faisceau optique de Gratiolet qui se dirige de l'écorce du lobe occipital vers la base du cerveau, mettent l'écorce grise cérébrale en relation avec les voies de conduction centrifuges et centripètes de la moelle épinière et avec les nerfs de la base du cerveau, spécialement avec les nerfs sensoriels, en partie directement, en partie après interruption cellulaire dans la base du cerveau.

Le cerveau constitue l'organe dans lequel les excitations centripètes, amenées par les voies sensitives de la moelle épinière et par les portes des sens les plus élevés, sont transformées en impulsions centrifuges, provoquant des mouvements appropriés et coordonnés. Cette partie des fonctions cérébrales a été interprétée d'après le schéma général des réflexes et considérée comme un simple effet conforme aux lois mécaniques. Il existe, en outre, le fait insaisissable que les états d'excitation mécaniquement définis de certains éléments du cerveau *peuvent* s'accompagner de certains états de la conscience, ces derniers demeurant accessibles uniquement à l'observation interne de soi-même. Cette relation réelle, quoique mécaniquement insaisissable, entre des modifications

matérielles de l'état du cerveau et des modifications de la conscience, constitue le cerveau comme l'organe de l'*activité psychique*. Quoique la nature de cette relation reste incomprise par nous, cette relation elle-même n'en est pas moins soumise à certaines lois ; or, en combinant les notions fournies par les sens externes avec celles fournies par l'observation interne, nous pouvons indiquer quelques points de ces lois.

Si une modification matérielle d'un élément déterminé du cerveau s'accompagne d'une modification de notre conscience, cette dernière modification est également bien déterminée ; mais il ne dépend pas uniquement de l'état matériel, que cette relation s'établisse ou ne s'établisse pas. Lorsque le même élément du cerveau subit à des époques différentes les mêmes modifications d'état, le processus immatériel correspondant peut tantôt les accompagner (il peut franchir le seuil de la conscience), tantôt faire défaut. Les lois qui en décident ne peuvent pour le moment être formulées avec plus de précision ; la physiologie est impuissante à nous apprendre si cette décision ne dépend, en dehors des modifications d'état de chaque élément isolé, que des états et modifications d'état dans lesquels se trouvent en ce moment le reste des éléments du cerveau, ou bien si elle dépend encore de quelque chose d'autre ; aussi quand nous disons que nous fixons volontairement l'*attention* sur la modification matérielle d'un élément déterminé du cerveau ou que nous élevons volontairement cette modification au dessus du seuil de la conscience, nous décrivons simplement le processus par d'autres mots.

Si la relation en question s'établit, ce peuvent être des sensations de besoin existant ou les sensations de leur satisfaction qui entrent dans la conscience ; ce peuvent être aussi des perceptions sensorielles ; ce peuvent être des représentations d'objets extérieurs, dont chacune se compose d'une somme d'attributs, formée par la relation qui existe entre ce que nos différents sens ont perçu simultanément concernant un même objet ; ce peuvent être des représentations de mouvements de notre propre corps et des buts à atteindre par ces mouvements. La représentation la plus simple d'un but est la représentation de la sensation qui résulte de la satisfaction d'un besoin, que l'on veut atteindre par un mouvement représenté. Tels sont les éléments de l'acte psychique qui seuls ici peuvent être pris en considération.

Lorsqu'un homme, après avoir regardé une grappe de raisins, étend la main pour la saisir, le processus matériel d'excitation des nerfs moteurs du bras et de la main est assurément en rapport mécanique avec le processus matériel d'excitation qui évolua dans le nerf optique, et plusieurs articles de la

chaîne complète de l'acte matériel se trouvent certainement dans le cerveau. L'excitation qui se propage d'une manière continue dans le cerveau de station en station *peut* aussi s'accompagner du processus psychique suivant : la perception sensorielle optique du bleu sous une certaine forme éveille la représentation des autres attributs du raisin (et avec cela la représentation du raisin lui-même); parmi ces attributs qui résultent de la combinaison de perceptions sensorielles et de sensations éprouvées simultanément à diverses reprises auparavant, se trouve la propriété d'étancher la soif. La représentation de désaltérer la soif éveille la représentation des mouvements par lesquels l'apaisement de la soif (représenté comme but) peut être réalisé. C'est ainsi que le processus psychique, dans sa forme la plus simple, est conformé, lorsque tous les articles de la chaîne franchissent le seuil de la conscience ; mais il peut se compliquer par des considérations de nature éthique ou autres, comme aussi plusieurs ou même tous les articles du processus peuvent rester en dessous du seuil de la conscience ; toutefois rien ne doit être changé pour cela dans la forme de l'effet extérieur. Il n'existe absolument aucun motif d'admettre qu'un article quelconque du processus matériel doive se modifier suivant que l'impression, la sensation, ou la représentation, qui correspond à ce processus, devient consciente ou non. La conviction d'avoir exécuté un mouvement volontaire peut surgir si au moins la représentation du but a été consciente. Ainsi le criterium essentiel du mouvement volontaire est tout à fait immatériel, accessible uniquement à l'observation interne de soi-même. Le processus matériel des mouvements volontaires n'est pas foncièrement différent du processus matériel des mouvements réflexes ; le premier se distingue à notre point de vue, en ce que son processus d'excitation se compose de certains articles matériels, dont l'excitation peut s'accompagner de modifications dans la conscience. On ne possède de raison scientifique d'admettre l'existence de tels éléments nerveux que pour ce qui concerne l'écorce cérébrale. C'est en ce sens que nous la désignons comme l'organe des mouvements volontaires ; c'est dans un sens analogue que nous l'appellons l'organe des sensations, des perceptions et des représentations.

Outre les nombreuses particularités histologiques dont la signification est encore peu précisée, les divers éléments de l'*écorce cérébrale* se distinguent entre eux surtout par leur connexion avec les voies de conduction centripètes et centrifuges. Les éléments cellulaires de la sphère dite motrice de l'écorce cérébrale (chez l'homme, circonvolutions centrales antérieure et postérieure, circonvolution frontale inférieure gauche, circonvolutions supramarginale et angulaire) sont seuls reliés directement avec les voies centrifuges ; les voies

centripètes sont en rapport tant avec la sphère dite motrice qu'avec les champs corticaux sensoriels ; parmi ces derniers il faut signaler les lobes occipitaux pour la vue, les lobes temporaux pour l'ouïe, les lobes olfactifs, la circonvolution de l'hippocampe et la corne d'Ammon pour l'odorat, la sphère dite motrice pour le sens du tact et du mouvement.

La signification de ces rapports se laisse démontrer le plus clairement pour les sphères sensorielles de la vue et de l'ouïe, nommées *sphère optique* et *sphère auditive* ; la démonstration s'appuie sur les données anatomiques, sur des expériences physiologiques et des observations pathologiques.

Les voies de conduction de l'excitation du nerf optique se continuent, après avoir subi quelques interruptions ganglionnaires subcorticales (qui établissent les réflexes coordonnés inconscients) par le cordon optique de Gratiolet et arrivent aux éléments cellulaires de l'écorce du lobe occipital. Le fait qu'une excitation, née dans un point déterminé de la rétine, se transmet par la voie d'une fibre nerveuse déterminée jusque dans un élément cellulaire déterminé de l'écorce du lobe occipital, peut, de la manière indiquée plus haut, se lier au fait qu'une perception d'un caractère optique déterminé apparait dans la conscience. Cette perception correspond à l'*énergie spécifique* de la fibre nerveuse ; la théorie des énergies spécifiques des nerfs sensoriels n'admet, tant pour les processus matériels d'excitation de chaque fibre nerveuse individuelle avec ses appareils terminaux (périphérique et central), que pour les modifications correspondantes de la conscience, n'admet, disons-nous, que des gradations quantitatives, pas qualitatives. D'après cette théorie, on doit admettre, dans la sphère optique, au moins autant d'éléments sensoriels séparés qu'il existe d'éléments qualitativement distincts (par la localisation dans l'espace et par la couleur) dans les sensations optiques. Des considérations analogues s'appliquent à l'ouïe.

Lorsque divers éléments sensoriels corticaux sont excités simultanément, à différentes reprises, de par leurs éléments périphériques correspondants — comme il arrive quand un même objet agit à différentes reprises sur nos sens — il paraît en résulter que, entre ces différents éléments corticaux, des voies de conduction spéciales s'établissent, de manière que plus tard l'excitation de l'un des éléments s'accompagne d'une excitation de l'autre, alors même que la terminaison périphérique d'un des sens correspondants aurait subi seule l'action de son excitant adéquat. De cette manière il peut arriver que si, plus tard, une partie seulement des propriétés de ce même objet, par exemple, celles appartenant au cercle qualitatif du sens de la vue, devient perceptible, même imparfaitement, la représentation de tous les attributs optiques apparaît dans la conscience

(image mémorative optique de l'objet) non pas seule, mais avec l'image mémorative acoustique et les images mémoratives appartenant aux autres sens : si l'expérience correspondante est suffisamment étendue, il se peut même que surgisse la représentation du besoin qui pourrait être satisfait par l'objet, ainsi que celle des mouvements à exécuter pour obtenir cette satisfaction. Ainsi donc, une partie essentielle du substratum matériel servant à la reconnaissance et à l'usage approprié d'un objet comprend des voies de conduction qui se sont établies, à la suite de l'expérience, entre les éléments corticaux d'une même région et de régions différentes ; ces voies de conduction se nomment fibres d'association, parce qu'elles servent, en effet, à l'*association des représentations*. Le système des fibres d'association forme une partie importante de la masse de substance blanche des hémisphères cérébraux.

La signification physiologique générale des fibres de la couronne rayonnante, qui constituent les voies de conduction corticopètes et corticofuges, est évidente. Grâce aux fibres commissurales, spécialement à celles du corps calleux, qui relient entre eux les éléments corticaux équivalents des deux hémisphères, les notions d'expériences fournies par les sens des deux moitiés symétriques du corps sont mises dans des rapports tels qu'elles peuvent apparaître dans la consceince comme appartenant au *moi* unique.

Un concept très discuté dans la physiologie du cerveau est celui de la *localisation* : il s'agit de savoir si l'on peut attribuer des fonctions différentes à différentes régions de l'écorce cérébrale.

D'après la nature des choses, chaque élément cortical doit être considéré d'abord comme un lieu de passage pour les excitations nerveuses. A cause de la multiplicité des endroits d'où peuvent affluer des excitations dirigées sur chacune des cellules corticales et vers lesquels chaque cellule peut transmettre des excitations, le jeu des processus centraux auxquels la cellule peut participer présente une certaine étendue. La fonction qu'on peut reconnaître à une cellule ou à une région de l'écorce, ne peut donc être aussi limitée que l'est, par exemple, la fonction de l'épithélium sécrétoire d'une glande. D'une cellule épithéliale appartenant à un canalicule urinifère on peut dire qu'elle sécrète ; mais on ne peut dire dans le même sens d'une cellule corticale du cerveau, elle veut un mouvement ou elle voit ; on pourra simplement dire : elle participe à un processus central dont l'article final est une innervation musculaire, ou bien elle intervient dans un processus qui a débuté par une impression optique.

Toujours est-il que, parmi les voies nerveuses de transmission, qui sont reliées entre elles par une cellule corticale, une seule peut prévaloir, et que la

cellule elle-même peut occuper sur une telle voie une position si prédominante que la fonction de cette cellule s'en trouve comme empreinte d'une manière sensible. C'est ainsi que des cellules corticales appartenant aux circonvolutions centrales et aux circonvolutions les plus voisines partent des fibres, qui peuvent être anatomiquement démontrées, et qui, à travers la couronne rayonnante, la capsule interne, le pied du pédoncule cérébral, le pont de Varole, les pyramides et les voies pyramidales de la moelle épinière, vont se réunir aux colonnes grises antérieures. En se basant sur ces données anatomiques très certaines, on est donc en droit de s'attendre à ce que la partie de l'écorce cérébrale vers laquelle se portent ces fibres de la couronne rayonnante, affecte un rapport tout à fait intime avec les mouvements du corps qui seront provoqués par l'intermédiaire de ces fibres.

De fait, nous voyons, chez l'homme, que des traumatismes portant sur la région corticale indiquée s'accompagnent positivement de troubles dans l'usage volontaire des muscles correspondants; d'autre part, nous constatons que l'excitation électrique, circonscrite aux éléments corticaux de certains points déterminés de cette même région, peut mettre des groupes déterminés de muscles dans une activité coordonnée et déterminée. Puisque cette région corticale se distingue ainsi d'une manière sensible, au moins quantitativement, du reste de l'écorce cérébrale, il est absolument légitime de la qualifier comme *sphère motrice de l'écorce cérébrale*.

On peut constater, toujours anatomiquement, que l'écorce du lobe occipital est reliée directement, à l'aide d'un faisceau de fibres de la substance blanche (faisceau optique de Gratiolet), aux ganglions de la base du cerveau (tubercule quadrijumeau antérieur, corps genouillé externe et pulvinar de la couche optique) qui constituent l'origine de la bandelette optique. Comme on observe, d'autre part, que des lésions corticales étendues provoquent bien plus sûrement des troubles optiques lorsqu'elles portent sur le lobe occipital plutôt que partout ailleurs, il y a lieu, dans un sens qui toutefois ne doit donner lieu à aucun malentendu, de nommer cette partie *sphère visuelle*.

Dans un sens analogue, quoique à un moindre degré de certitude, on considère l'écorce du lobe temporal comme *sphère auditive*, et l'écorce de la substance perforée antérieure et de la corne d'Ammon comme *sphère olfactive*. La démonstration de l'existence de la sphère auditive laisse à désirer au point de vue de l'analyse anatomique; celle de la sphère olfactive, au point de vue de l'expérience pathologique et physiologique.

Suivant l'expérience physiologique, suivant l'observation au lit du malade

comme à la table de dissection, il faut attribuer à la *sphère sensitive* la même région corticale qu'à la sphère motrice. Si des lésions portant sur cette région provoquent des troubles moteurs dans une extrémité, on observe aussi dans cette même extrémité des troubles spéciaux de la sensibilité. Un chien, qui a subi un pareil dommage dans l'emploi de sa patte antérieure, ne sent pas si elle repose sur le sol par la face plantaire ou par la face dorsale. Cela ne peut étonner si l'on songe que les sensations, qui accompagnent les mouvements des membres et qui sont transmises par la peau et les parties sensibles des articulations, des tendons et des muscles, sont nécessaires à la représentation de mouvements, et que l'apparition dans la conscience des représentations du mouvement constitue un critérium réel pour distinguer le mouvement volontaire du mouvement réflexe.

Jusqu'à ce jour on n'a pu se faire d'opinion bien arrêtée sur les fonctions avec lesquelles l'écorce du lobe frontal affecterait le rapport le plus étroit.

Les données positives énoncées ci-dessus sont à peine contestées par quelqu'un des auteurs qui ont pris part dans ces derniers temps aux débats engagés sur les localisations cérébrales. Mais les opinions deviennent très divergentes dès qu'il s'agit de trancher la question de savoir jusqu'à quel degré les différentes sphères corticales se délimitent; mêmes divergences pour la question de savoir jusqu'à quel point est possible une systématisation plus intime entre les fonctions exercées par une même sphère.

En ce qui concerne la première question, les données anatomiques ne permettent pas d'espérer qu'on trouve entre les régions corticales exerçant des fonctions différentes, une délimitation analogue à celle d'une « carte géographique »; en effet, les différences de structure, pour autant qu'elles ont pu être démontrées dans l'écorce grise et dans la masse de substance blanche, s'établissent d'une manière tout à fait graduelle. Mais pour cela il ne faut point tomber dans un excès contraire, et attribuer, par exemple, à la région corticale du lobe frontal la même importance pour la vue qu'à l'écorce du lobe occipital, parce qu'on a observé chez les animaux des troubles visuels à la suite de lésions du lobe frontal. La base anatomique fait défaut à une pareille conclusion, qui mettrait sur le même pied ces différentes régions. On doit songer, en outre, qu'un processus central, débutant par une impression visuelle, exige, pour apparaître objectivement sous forme d'un mouvement correspondant, que beaucoup de connexions centrales et beaucoup de stations corticales de passage se trouvent intactes.

Quant à la systématisation plus intime de la fonction, on est arrivé aux

résultats les moins contestés dans le domaine de la sphère motrice. Les diverses parties des circonvolutions centrales se caractérisent en ce que le premier effet moteur, obtenu par une excitation électrique faible appliquée sur chacune d'elles, constitue toujours l'activité d'un groupe bien déterminé de muscles, soit les muscles de la face, des bras ou des jambes, etc. Les points corticaux agissant de cette manière caractéristique, par exemple, sur les muscles de la jambe, forment le *champ cortical absolu* de ces muscles, en opposition au *champ cortical relatif*; celui-ci est beaucoup plus étendu, mais chacun de ses points permet également, si on augmente plus ou moins l'excitation, de provoquer des mouvements dans les muscles de la jambe. Cette distinction de champ cortical relatif et absolu pour les différents groupes de muscles s'est montrée utile pour interpréter les faits constatés en pathologie.

Il est admis généralement que chaque champ cortical moteur se trouve de préférence, mais non d'une manière exclusive, en rapport avec les groupes correspondants de muscles de la moitié *opposée* du corps. Ce rapport spécial ressort de l'exemple suivant : la sphère motrice du cerveau de lapin possède un champ absolu cortical pour le mouvement d'abduction de la patte antérieure opposée ; si on augmente l'intensité de l'excitation appliquée sur le point cortical en question, on provoque aussi le mouvement de l'extrémité antérieure du même côté ; seulement ce dernier mouvement n'est pas déterminé par les groupes musculaires symétriques, mais par ceux qui exécutent le mouvement ayant le même sens que celui du groupe musculaire de l'autre patte. Ce résultat s'obtient encore si l'on circonscrit rigoureusement les courants électriques sur l'hémisphère cérébral en expérience, ou bien si on sectionne le corps calleux. On ne peut donc douter que les fibres de la couronne rayonnante d'un seul côté ne servent à conduire aux deux extrémités les impulsions motrices.

Une démonstration analogue, de grande importance, qui actuellement est acceptée aussi d'une manière générale, concerne la sphère visuelle. La destruction de l'écorce d'un lobe occipital provoque un trouble visuel dans les moitiés bilatérales des deux rétines (hémiopie homonyme bilatérale) : la projection de chaque moitié du champ visuel, formé par les deux yeux, se fait donc uniquement dans un lobe occipital, dans le lobe du côté opposé.

Dans le développement de la théorie des localisations le rapport existant entre la *troisième circonvolution frontale gauche et le langage* a fixé tout particulièrement l'attention. Dans un grand nombre de cas où l'on avait observé la disparition de la faculté de la parole (aphasie), on a pu démontrer la destruction de cette région corticale. Mais on a observé aussi des troubles de la parole par

l'effet de lésions existant ailleurs dans le cerveau. Depuis qu'on a appris à distinguer diverses formes d'aphasie, on sait que la forme en rapport avec la 3me circonvolution frontale gauche est celle qui repose sur le trouble des coordinations motrices nécessaires à la prononciation des mots, c'est-à-dire la forme d'aphasie qu'on appelle ataxique. Mais pour parler il faut davantage; il faut avant tout la juste association de représentations qui correspondent à des impressions antérieures subies simultanément et à l'aide desquelles s'établissent la reconnaissance d'objets et le souvenir de leurs symboles optiques ou acoustiques dans l'écriture et dans les sons. C'est ainsi que différentes formes d'aphasie ont été observées à la suite des lésions portant sur différentes sphères sensorielles de l'écorce et sur les systèmes correspondants des fibres d'association; d'après la nature même des choses on devait s'attendre à les rencontrer.

Mésocéphale.

Le mésocéphale réunit entre eux le manteau cérébral et la moelle épinière; il comprend la moelle allongée, le pont de Varole, le cervelet, les pédoncules cérébraux et les ganglions de la base du cerveau. Il n'est pas construit d'après un plan qu'on peut embrasser aussi facilement du regard que celui des parties du système nerveux central dont nous avons traité jusqu'ici. En étudiant attentivement la planche lithographique jointe à ce volume avec un texte explicatif, on facilitera l'intelligence de ce qui va suivre.

Le mésocéphale nous présente réunis dans un espace étroit, en partie les uns à côté des autres, en partie mêlés les uns aux autres, une série d'appareils qui possèdent une valeur très inégale, soit au point de vue de leur fonction, soit au point de vue de la subordination, de la coordination et de la préordination qu'ils présentent entre eux ou avec d'autres appareils. Cela explique assez l'incertitude qui plane actuellement, moins sur notre représentation générale des fonctions du mésocéphale que sur la connaissance spéciale des relations existantes entre chacune de ses formations anatomiquement distinctes et leurs fonctions.

Si l'on peut considérer comme fonction principale l'association pour le manteau cérébral et le réflexe pour la moelle épinière, la fonction caractéristique du mésocéphale est la *coordination*. La moelle épinière constitue l'organe réflexe, pour autant surtout qu'elle renferme la plus grande somme des dispositifs qui réfléchissent sur les appareils locomoteurs périphériques des excitations centripètes et intracentrales; cette réflexion est opérée par les grosses cellules

ganglionnaires des colonnes grises antérieures; en outre, la moelle épinière recueille le long de son trajet un grand nombre de voies de conduction centripètes, dont les liaisons intracentrales avec les voies centrifuges sont relativement simples.

En tant qu'organe collecteur de l'excitation centripète, le mésocéphale se rapproche de la moelle épinière. En effet, c'est en lui que pénètrent les voies de conduction sensorielle de la vue, de l'ouïe, du goût, ainsi que la grande voie sensitive du trijumeau; c'est aussi lui qui recueille les impressions sensitives transmises par la moelle épinière. De la même manière les stations terminales motrices de la conduction intracentrale se continuent dans le mésocéphale sous forme de prolongements des colonnes grises antérieures de la moelle épinière; elles apparaissent même ici sous une forme plus simple, comme noyaux des nerfs moteurs cérébraux, tels que ceux de l'oculo-moteur commun, de l'oculo-moteur externe, du facial et de l'hypoglosse. Le mésocéphale imite même encore la moelle épinière par la simplicité de quelques-unes de ses liaisons réflexes. Toutefois les processus exécutés par le mésocéphale se distinguent, d'une manière générale, en ce que par lui des combinaisons musculaires compliquées s'exécutent dans un ordre tel qu'elles servent à atteindre un but déterminé. La moelle épinière elle-même n'est pas dépourvue, il est vrai, de liaisons coordinatrices; mais celles-ci n'y occupent pas le premier rang, comme dans le mésocéphale. L'acte qui consiste à atteindre consciemment une fin, tel qu'il est exécuté par l'intermédiaire du manteau cérébral, se distingue du mouvement ordonné d'une façon appropriée tel qu'il est commandé par le mésocéphale; en effet, celui-ci n'est pas lié comme le premier à l'association de représentations de mouvements avec des images mémoratives sensorielles ou avec des représentations abstraites de ces images; la coordination établie par le mésocéphale s'achève toujours d'une manière complète en-dessous du seuil de la conscience.

Outre les stations terminales sensibles et motrices de nature centrale, outre les liaisons purement réflexes et les liaisons coordinatrices plus compliquées, il existe dans le mésocéphale des formations anatomiquement bien distinctes et qui servent tout simplement à la *conduction nerveuse intracentrale*. Ces formations sont les parties exclusivement constituées de substance blanche : la capsule interne, le pied du pédoncule cérébral, les pyramides, le pédoncule cérébelleux et la masse de substance blanche du cervelet. Les dépôts circonscrits de substance blanche sont moins apparents dans le mésocéphale que dans le manteau cérébral et la moelle épinière; cette différence s'explique, au moins

en partie, par la place qu'ils occupent. D'une part, la liaison latérale et bilatérale (associatrice et commissurale) qui existe dans le manteau cérébral et qui unit entre eux les éléments ganglionnaires répandus sur une grande étendue dans l'écorce cérébrale, d'autre part, la liaison qui existe entre ces éléments ganglionnaires et le mésocéphale, telles sont les deux conditions en vertu desquelles le manteau cérébral possède des masses compactes de substance blanche. Ce qui fait que la moelle épinière possède des cordons circonscrits de grande étendue et qui servent uniquement à la conduction nerveuse, c'est qu'un grand nombre de stations terminales, sensitives et motrices, communiquent au loin les unes avec les autres ainsi qu'avec le mésocéphale. Au contraire, les pièces de raccordement qui doivent dans le mésocéphale être reliées entre elles par une simple conduction nerveuse, se trouvent réunies dans un espace étroit ; même des systèmes entiers de ces pièces de raccordement se pénètrent ici mutuellement ; aussi faudrait-il s'attendre à la présence d'un grand nombre de voies nerveuses délimitées, seulement dans le cas où une partie notable de ces voies, conduisant de la moelle vers le manteau cérébral ou de ce dernier vers la moelle, traverseraient le mésocéphale sans subir une interruption ganglionnaire dans ses systèmes de substance grise.

Mais on doit considérer comme douteuse l'existence dans le mésocéphale de ces *voies directes entre le manteau cérébral et la moelle épinière*. On peut s'attendre à les rencontrer sur le chemin des fibres de la couronne rayonnante qui se dirigent à travers la capsule interne, le pied du pédoncule cérébral, la protubérance et la pyramide, vers les voies pyramidales de la moelle épinière. En réalité le segment antérieur de la capsule interne renferme des voies nerveuses circonscrites qui proviennent de la couronne rayonnante, passent devant le noyau lenticulaire, la couche optique, et aboutissent sans interruption dans le pied du pédoncule cérébral (le tiers interne). Mais ces voies, avant d'atteindre les pyramides, sont interrompues par des cellules ganglionnaires dans la protubérance. D'autre part, la partie moyenne du pied du pédoncule cérébral est formée par des fibres qui communiquent directement avec celles des pyramides ; toutefois la plupart d'entre elles n'atteignent la couronne rayonnante qu'après avoir passé par des cellules ganglionnaires dans le noyau lenticulaire ; plusieurs auteurs admettent qu'une partie de ces fibres représenterait une voie pyramidale directe vers le manteau cérébral.

Il semble mieux prouvé anatomiquement que des fibres, partant du lobe occipital et temporal, traversent la couronne rayonnante, passent contre le bord postérieur du noyau lenticulaire, et arrivent dans le pied du pédoncule cérébral,

dont elles forment le faisceau le plus externe, et d'où elles se continuent directement (ou par l'intermédiaire des noyaux des cordons grêles) jusque dans les cordons blancs postérieurs de la moelle épinière. Il résulte des expériences de dégénérescence que ces fibres conduisent les excitations de la moelle épinière vers le cerveau, tandis que toutes les autres fibres du pied du pédoncule cérébral sont motrices. En effet, le fait que les sensations tactiles et thermiques peuvent être localisées ne saurait s'expliquer, semble-t-il, que si l'on admet des voies de conduction directe entre la périphérie et l'écorce cérébrale, tandis que nous n'éprouvons aucun besoin de nous représenter comme simples les voies qui servent aux mouvements volontaires, pour autant qu'ils sont coordonnés ; nous devons même admettre que ce serait une exception si nous voyions survenir un mouvement volontaire du tronc et des extrémités postérieures, sans qu'interviennent les appareils qui coordonnent inconsciemment l'équilibre du corps.

Les voies nerveuses qui passent dans le mésocéphale sans y subir d'interruption, ou, tout au plus, en y traversant quelques pièces de raccordement, subissent dans cet organe une modification très importante pour leur conduction ; la plus grande partie de ces voies, sinon toutes, se croisent, c'est-à-dire passent d'un côté du corps à l'autre. Toutefois il existe sous ce rapport des variations individuelles. L'entrecroisement de la partie motrice du pied du pédoncule cérébral s'effectue dans la décussation des pyramides, celui de la partie sensitive dans l'entrecroisement pyramidal supérieur de Meynert. Parmi les autres entrecroisements, qui existent en très grand nombre dans le mésocéphale, citons encore ici la demi-décussation pour le chiasma du nerf optique, l'entrecroisement (douteux) du nerf trochléaire, la dépendance partielle de chaque muscle droit interne établie par le noyau de l'abducteur de l'autre côté, le rapport entrecroisé (s'opérant au niveau de la bandelette de la calotte du pédoncule cérébral) présenté par chaque nerf acoustique avec le lobe temporal de l'autre côté comme aussi avec le corps genouillé interne et le tubercule quadrijumeau postérieur, la connexion établie entre chaque hémisphère cérébelleux par le pédoncule supérieur avec le noyau rouge et les autres ganglions de la calotte situés du côté opposé, ainsi que la connexion établie par le corps dentelé et les olives avec le cordon cunéiforme de la moitié opposée de la moelle épinière. Les entrecroisements ne sauraient provisoirement offrir une importance physiologique que pour autant qu'ils sont partiels ; ces derniers seuls, en effet, peuvent constituer un moyen efficace pour la coordination fonctionnelle des deux moitiés du corps et pour la fusion de l'être double, bilatéral et symétrique, en un seul individu ayant lui-même conscience de son unité.

Jusqu'ici plus on a étudié chacun des entrecroisements, plus l'existence de l'entrecroisement partiel a été démontrée avec certitude chez l'homme et les mammifères supérieurs.

Nous avons désigné la coordination comme la fonction caractéristique du mésocéphale, or, les traits fondamentaux de sa structure anatomique sont disposés manifestement dans le but d'établir les coordinations motrices qui servent à la *conservation de l'équilibre* et à la *locomotion*. Pour que l'équilibre du corps soit conservé, malgré la variation des conditions extérieures et malgré l'excitation d'une impulsion volontaire quelconque, il faut que l'intensité des impulsions motrices, qui conduisent au déplacement du centre de gravité, ainsi que l'intensité des forces opposées à ces impulsions motrices, soit soumise à l'influence d'excitations centripètes qui servent à l'orientation dans l'espace. Chaque modification de position ou d'attitude provoque un certain nombre d'impressions sensitives qui exercent, sans qu'elles doivent déterminer des perceptions conscientes, une influence sur l'innervation de la musculature du corps; les parties sensitives périphériques qui doivent être prises ici en considération sont : la rétine, la surface cutanée, les terminaisons nerveuses des tendons, des muscles et des articulations, et probablement aussi les canaux semi-circulaires avec l'organe à otolithes du labyrinthe; les excitants adéquats respectifs sont : la lumière, la pression subie par la peau en diverses régions du corps, la tension de la peau au niveau des articulations, la traction exercée sur les muscles par leurs antagonistes, sur les tendons par leurs propres muscles et par leurs antagonistes, la pression des surfaces articulaires entre elles, et probablement enfin la pression et le mouvement de la lymphe dans le vestibule et dans les ampoules membraneuses des canaux semi-circulaires.

Aussi longtemps que le corps est complètement soutenu, toutes ces excitations se font équilibre, en sorte qu'elles ne provoquent même aucune innervation des muscles, ou bien, si celle-ci survient, à chaque moment du mouvement il se produit un moment de mouvement dans les muscles antagonistes avec une intensité égale. Chaque écart dans l'équilibre complet, qu'il soit produit par des causes internes ou externes, déterminera une somme d'excitations sensitives correspondantes, dont l'effet final, évoluant d'une manière inconsciente, sera un dégagement d'innervation musculaire régulatrice. Nous avons des raisons d'admettre dans le mésocéphale l'existence d'appareils qui servent aux processus centraux, ayant pour objet ce résultat final. De tels appareils doivent recevoir par des voies nombreuses des excitations sensibles de cette espèce et se trouver en communication conductrice avec les stations terminales motrices de la moelle

épinière. Les liaisons intracentrales entre les voies afférentes et efférentes seront d'une nature très complexe et exigeront la présence d'un grand nombre de pièces de raccordement, ce dont nous trouvons l'expression dans le développement considérable de la substance grise. Deux systèmes anatomiques du mésocéphale semblent être construits au point de vue de ces exigences : l'un est le cervelet avec ses pédoncules et la protubérance, l'autre est la calotte du pédoncule cérébral avec les tubercules quadrijumeaux et les couches optiques.

La signification physiologique du premier de ces systèmes parait consister exclusivement dans la coordination des innervations musculaires qui président à la conservation de l'équilibre. Toutefois il n'est sans doute pas le seul dispositif qui assure un tel résultat, opinion qui ressort de ce fait, que des chiens, auxquels on a pratiqué l'extirpation complète du cervelet, peuvent, si on réussit à les conserver longtemps en vie, récupérer dans une certaine mesure la faculté de régir leur équilibre pendant la station et la course ; quelques rares observations pathologiques faites chez l'homme sont en harmonie avec cette donnée physiologique.

Malheureusement nous ne savons pas si le manteau cérébral ou les ganglions de la calotte suppléent ici le cervelet, ou bien si la disparition des fonctions du cervelet peut être supportée dans une certaine mesure ; car on a prétendu que la seule fixation de la colonne vertébrale, et non la coordination de la musculature des extrémités, dépendait du cervelet. Comme les chiens dépourvus de cet organe se fatiguent rapidement et qu'ils présentent, pendant qu'ils nagent, une perte beaucoup moins grande en adresse et en force que lors de leurs mouvements sur le sol, on peut tenter d'expliquer ces faits dans le sens de la dernière supposition ; au moins on pourrait être porté à dire que si le cervelet coordonne aussi la musculature des extrémités, il le fait seulement pour autant que cette musculature contribue à la conservation de l'équilibre lors de la station debout ou de la marche, et non pour autant qu'elle intervient dans la locomotion elle-même.

En ce qui concerne la manière dont l'activité coordinatrice du cervelet s'exerce, il faut attribuer une très haute signification à ce fait d'expérience, que l'étendue des destructions portant sur les hémisphères ou les pédoncules cérébelleux ne donne pas la mesure des troubles moteurs qui surviendront, mais que c'est l'asymétrie de cette destruction qui joue le grand rôle. C'est ce qui survient de préférence — et on le conçoit bien — si les lésions portent sur les communications sensitives et motrices des hémisphères cérébelleux, soit que les pédoncules cérébelleux eux-mêmes, soit que leurs prolongements

cérébraux ou médullaires se trouvent atteints par la lésion. Si les voies sensitives indiquées plus haut, et qui servent à l'orientation dans l'espace, sont détruites seulement d'un côté, si dès lors les excitations amenées constamment par la voie opposée continuent d'agir sans l'influence compensatrice de la voie coupée, active jusqu'à ce moment, évidemment le désordre sera bien plus intense que si un ou plusieurs domaines sensitifs d'orientation avaient disparu complètement pour le cervelet. C'est à ce point de vue qu'il faut considérer les nombreuses *attitudes irrésistibles* et *positions irrésistibles* qui apparaissent chez les animaux après des destructions unilatérales portant sur les régions nerveuses en question, phénomènes qui disparaissent après l'établissement des lésions symétriques.

La destruction des voies sensitives d'un appareil de coordination pourrait difficilement avoir pour conséquence des *mouvements* réellement *irrésistibles*, c'est-à-dire des mouvements dont non seulement la direction et la forme, mais encore l'impulsion se trouvent sous contrainte. Au contraire, un vrai mouvement irrésistible est provoqué par la destruction unilatérale portant sur les communications motrices du cervelet enfermées dans ses pédoncules moyens. Il semble évident qu'une attitude contrainte doit résulter de la destruction unilatérale des innervations motrices d'orientation. Mais si l'appareil d'orientation centripète et central est complètement conservé, il arrivera nécessairement que l'attitude contrainte conduira à l'émission d'innervations régulatrices qui en elles-mêmes sont complètement normales, mais qui agissent asymétriquement par suite du défaut dans la conduction centrifuge, et qui peuvent ainsi augmenter encore les vices de l'attitude ou de la position. Donc dans ces cas les impulsions motrices contraintes auront leur origine dans l'appareil de coordination lui-même. On a expliqué d'une manière analogue les mouvements de roulement autour de l'axe du corps qui surviennent à la suite de la section d'un pédoncule cérébelleux moyen, et qui, par leur intensité et leur durée, tiennent du prodige. Ces derniers mouvements contraints cessent également si l'on ajoute à la lésion unilatérale une lésion symétrique.

Nous avons déjà dit combien il est peu probable que les voies pyramidales établissent des transmissions de mouvements volontaires, sans qu'en même temps un appareil qui contrôle la conservation de l'équilibre du corps participe à l'opération. Cette opinion trouve un appui dans la considération du rapport anatomique que les fibres pyramidales présentent dans le pont de Varole avec les fibres transversales et avec les pédoncules cérébelleux moyens.

Par l'observation de soi-même on peut s'assurer que le *mouvement de loco-*

motion, qui a débuté par une impulsion volontaire unique, se continue d'une manière régulière, et peut même s'adapter d'une manière appropriée à de petites modifications des conditions extérieures, même alors que l'attention est complètement occupée par d'autres matériaux conscients. Ce fait doit être rapproché du résultat expérimental nous apprenant que les lapins peuvent encore sauter régulièrement après l'ablation du manteau cérébral. L'un et l'autre phénomène tend à faire admettre qu'il existe dans le mésocéphale un mécanisme qui, une fois mis en activité, envoie aux muscles servant à la locomotion des impulsions toujours nouvelles, réglées dans leur fréquence et leur intensité, et que la régularisation de ces impulsions est accessible à l'influence des excitations centripètes d'orientation. On présume l'existence d'un tel mécanisme dans le système formé par la calotte du pédoncule cérébral, les tubercules quadrijumeaux et les couches optiques.

La localisation de ce mécanisme est rendue quelque peu probable d'abord par l'expérience déjà indiquée, d'après laquelle les lapins peuvent encore sauter régulièrement après l'ablation du cerveau, y compris les corps striés et les noyaux lenticulaires, — ensuite par l'expérience d'après laquelle les chiens, dont le cervelet est extirpé, peuvent encore courir. Nous savons, en outre, d'une manière certaine que la coordination d'au moins un complexus de mouvements, ayant un rapport étroit avec la régularisation des innervations de locomotion et d'équilibre, est établie par ce système : c'est la coordination pour les mouvements des muscles oculaires, sans laquelle les impressions visuelles ne pourraient être utilisées pour l'orientation dans l'espace.

Nous avons à peine un point de repère pour nous faire une représentation sur la manière dont les différentes formations du système de la calotte, anatomiquement distinctes, participent à la coordination de la locomotion. A ce point de vue il faut noter d'une part que l'excitation de la couche optique ne produit aucun effet moteur, et que la destruction, soit partielle, soit totale, d'une ou des deux couches optiques, ne provoque aucun trouble moteur sensible, d'autre part que le lapin, dont une couche optique a été totalement détruite, laisse placer les pattes du côté opposé dans des positions qu'il doit modifier considérablement avant de pouvoir exécuter un saut; le lapin chez lequel la destruction des couches optiques a été faite des deux côtés présente le même cas pour ses quatre pattes. On peut donc dire que les couches optiques du lapin possèdent, pendant le repos, un rapport étroit avec la conservation réflexe de la position préparatoire au saut.

Nous ignorons dans quelle partie du mésocéphale le mouvement du saut

lui-même se coordonne, et dans quelle partie, à la suite des excitations sensitives déterminées par un premier saut, naît l'impulsion d'un deuxième saut. Mais il existe dans le mésocéphale un mécanisme qui produit cet effet et qui possède un rapport remarquable avec le corps strié ; c'est ce qui ressort du fait que les lapins présentent, après la lésion portant sur un point étroitement circonscrit d'un des corps striés, des paroxysmes réflexes de mouvements saltatoires réguliers, auxquels de fortes résistances ou, à leur défaut, l'épuisement de l'animal peuvent seuls mettre un terme. Ce point, appelé *nodus cursorius*, est situé dans le noyau caudé, tout près de son bord libre tourné vers le ventricule, environ au milieu de sa longueur.

Nous ne savons pas quelles voies amènent la première impulsion à l'appareil moteur du mésocéphale quand l'intention volontaire commande un mouvement de locomotion. Nous ne savons pas davantage par quelle voie ou par quel moyen l'attention siégeant dans le manteau cérébral, lorsqu'elle reste *appliquée au mouvement de locomotion*, exerce son intervention spécialement régularisante sur l'activité machinale de cet appareil. Cependant il est à peu près démontré que les fibres rayonnantes de la couche optique ne peuvent être invoquées à cet effet ; car elles semblent plutôt conduire des excitations vers le manteau cérébral, et l'on a présumé qu'elles constituent les voies par lesquelles l'écorce cérébrale reçoit les matériaux nécessaires à la formation des *représentations motrices*. Ces matériaux consisteraient dans des complexus de sensations, fournis par les sens d'orientation dans l'espace et avec lesquels des sensations d'innervation devraient se combiner pour engendrer des représentations motrices. On entend par *sensation d'innervation* cet état conscient immédiat de l'existence et de l'intensité de l'activité volontaire communiquée à des groupes musculaires déterminés. La possibilité de distinguer entre elles diverses sensations d'innervation et de les rapporter exactement à des combinaisons déterminées d'excitations musculaires, est donnée par ce fait, qu'un complexus sensationnel déterminé des sens d'orientation correspond à chacune de ces combinaisons, complexus sensationnel, qui est engendré par le mouvement du corps qui en résulte. Une représentation motrice comprend donc la combinaison d'une sensation d'innervation avec le complexus sensationnel correspondant des sens d'orientation : les fibres rayonnantes de la couche optique serviraient à conduire vers l'écorce cérébrale ce dernier complexus ; quant au substratum matériel où siége la sensation d'innervation, il nous est inconnu.

Le système de la calotte possède avec l'appareil optique une relation importante et multiple. La coordination, déjà signalée, des mouvements des

globes oculaires s'établit par l'intermédiaire des tractus optiques, des tubercules quadrijumeaux et des noyaux des muscles de l'œil. Cet appareil de coordination reçoit, en outre, des excitations régulatrices provenant d'organes d'orientation autres que l'œil lui-même, notamment du labyrinthe de l'oreille, d'où elles lui arrivent par l'intermédiaire du nerf acoustique, du cervelet et des olives. A la suite de lésions qui portent sur cette région surviennent des attitudes anormales des globes oculaires, avec des mouvements particuliers en soubresaut, qui forment le nystagmus. Une coordination, particulièrement importante pour nos représentations sur le mécanisme général de la coordination, est celle qui existe pour l'œil entre le muscle droit interne d'un côté et le muscle abducteur de l'autre côté. Nous en parlerons plus loin avec détail, en traitant de la coordination.

Le même appareil qui coordonne les mouvements des globes oculaires établit aussi l'harmonie entre ces mouvements et l'accommodation de l'appareil dioptrique pour la vision de près et au loin. Parmi les noyaux moteurs oculaires, celui du nerf oculo-moteur commun participe seul à cette dernière fonction.

L'accommodation du diamètre pupillaire à l'excitant lumineux s'établit également par l'intermédiaire du système de la calotte; lorsque la quantité de lumière qui pénètre dans l'œil augmente, il survient, par voie réflexe, un rétrécissement pupillaire, et ce réflexe s'effectue dans le mésocéphale, Une dilatation de la pupille ne survient pas seulement lors de la diminution de la quantité de lumière qui frappe l'œil, mais aussi à la suite d'impressions qui atteignent d'autres sens, par exemple, à la suite d'excitations cutanées très douloureuses. D'où l'on peut conclure qu'il n'existe pas seulement un centre dilatateur de la pupille dans le mésocéphale, mais que, entre lui et les racines du sympathique cervical, se trouvent encore intercalés, dans la moelle épinière, d'autres appareils centraux dilatateurs de la pupille. Déjà nous en avons rencontré un dans la moelle cervicale inférieure, sous le nom de centre ciliospinal.

Chez l'homme normal le diamètre pupillaire est toujours égal des deux côtés, même quand chaque œil est frappé par une quantité de lumière différant beaucoup. La compensation respective du diamètre pupillaire des deux yeux lors d'un éclairage inégal de chaque œil, s'établit probablement par l'intermédiaire de la commissure postérieure et du ganglion habénulaire.

Le prototype de tous les réflexes, celui à propos duquel Descartes a développé ce concept général, le clignement réflexe de la paupière provoqué par la vue d'un corps étranger menaçant l'œil ou par l'excitation de la cornée, s'accomplit

également dans le système de la calotte cérébrale, y compris la participation du nerf facial.

Une question très importante pour la physiologie du cerveau est celle de savoir si la calotte suffit pour établir l'influence des impressions optiques sur la régularisation appropriée des mouvements, ou bien si chez les mammifères cette influence s'établit seulement par l'intervention de l'écorce cérébrale. La réponse dépend de la solution d'une autre question en apparence facile, mais en réalité très difficile, à savoir, décider si des chiens et des lapins deviennent toujours aussitôt aveugles, d'une manière permanente et totale, après l'ablation du manteau cérébral, ou bien si ces animaux se comportent encore comme ayant conservé la vue, pour autant qu'ils évitent les obstacles, alors même que la présence de ces derniers ne peut leur être révélée que par des impressions optiques.

Parmi les formations du mésocéphale les plus voisines du manteau cérébral, nous trouvons le corps strié avec le noyau caudé et le noyau lenticulaire, puis la *capsule interne*. La signification de cette dernière est la moins obscure : elle renferme seulement des voies de conduction ; l'expérience physiologique chez les chiens et les singes a appris qu'elle est excitable par l'électricité et que des effets moteurs limités sont obtenus, quand l'excitation localisée porte sur des points circonscrits de son étendue ; la systématisation fonctionnelle des voies subcorticales blanches paraît se continuer jusque dans la capsule interne et correspondre généralement à la localisation fonctionnelle démontrée pour la région motrice de l'écorce cérébrale. Toutefois il y a lieu de noter que la capsule interne resterait encore excitable quand, à la suite de l'ablation de la région corticale motrice, les faisceaux correspondants du centre semi-ovale seraient devenus inexcitables par dégénérescence descendante ; cette observation, si elle se confirme, indiquerait que des impulsions motrices, partant d'autres points de l'écorce cérébrale, descendent encore par les voies de la capsule interne.

Inversement il paraît aussi que la capsule interne ne recueille pas toutes les fibres rayonnantes de la région corticale motrice ; car la disparition complète des mouvements volontaires survient seulement après la destruction du noyau lenticulaire accompagnant celle de la capsule interne.

Dans l'état actuel de la science on peut à peine imaginer des hypothèses utilisables sur la signification physiologique de l'interruption subie par un grand nombre des conductions cortico-motrices dans les ganglions du noyau lenticulaire.

Dans ces derniers temps on a découvert un fait d'une importance capitale, mais encore relativement peu utilisé, et qui parait concerner la physiologie du *corps strié*. Chez les lapins, les cobayes et les chiens une piqûre, faite à la surface du cerveau antérieur et pénétrant jusqu'à la base, détermine une augmentation de la température allant jusqu'à la fièvre, quand elle est pratiquée de telle manière qu'elle passe par le côté médian de la tête du corps strié (en avant du *nodus cursorius)* ; l'écorce et la substance blanche du cerveau antérieur n'interviennent pas pour produire le résultat. Plusieurs raisons tendent à faire admettre qu'il s'agit ici d'un phénomène d'excitation, et qu'une augmentation de la production de chaleur intervient pour la plus large part dans l'élévation de température observée ; toutefois on ne peut exclure avec certitude la participation des appareils qui régularisent la perte de chaleur. La section du mésocéphale à la limite inférieure de la protubérance aurait également pour effet constant une augmentation notable de la température. Mais cette élévation de température, attribuée aussi à une augmentation de la production de chaleur, n'est pas considérée comme un phénomène d'excitation ; on la regarde comme un effet de la mise en inactivité des centres modérateurs, sur la localisation desquels d'ailleurs on ne connaît encore rien de précis.

Parmi les formations anatomiquement distinctes qui existent dans le mésocéphale, il en est une que nous avons laissée jusqu'ici complètement à l'écart : c'est la région délimitée par les anciens anatomistes comme *substance grise du plancher du quatrième ventricule*. Elle comprend les noyaux du pneumogastrique, du glosso-pharyngien, du trijumeau, de l'hypoglosse et du facial, ainsi que la *formation réticulée*. Cette région paraît être fort riche en appareils coordinateurs, dont les plus importants pour la vie sont ceux qui adaptent à chaque instant la circulation et la respiration aux besoins et aux états de l'organisme. Ce que nous connaissons sur ces centres sera exposé lors de l'étude de la circulation et de la respiration.

Dans cette même région s'achève la coordination des mouvements qui se combinent pour l'émission de la voix et du langage.

Un fait qui concerne la fonction de la moelle allongée, mais dont les relations causales sont encore très peu claires, est celui de la piqûre dans un point relativement bien circonscrit du plancher du 4me ventricule (ligne moyenne, partie postérieure de la moitié antérieure) qui fait apparaître passagèrement du sucre dans l'urine. La glycosurie s'établit avec la plus haute intensité et les animaux survivent le mieux à l'opération, lorsque la piqûre n'a pas intéressé la protubérance. L'excitation prolongée du bout central du nerf vague peut amener le même résultat.

Coordination, réflexe et volonté.

Dans les pages qui précèdent nous avons employé si souvent les expressions coordination, réflexe, réflexe coordonné, et même volonté, qu'il doit paraître désirable de tenter une définition plus précise de ces concepts, en nous basant sur les faits établis, et d'essayer une délimitation de ces concepts les uns par rapport aux autres.

On appelle *coordination* l'association fonctionnelle de différents muscles en vue d'atteindre un but unique. Dans le domaine de l'activité de l'appareil locomoteur nous pouvons, par exemple, considérer comme tel but le mouvement en avant de l'organisme suivant une certaine direction avec une certaine vitesse. Pour que ce but soit atteint par la voie la plus simple et avec la consommation la plus faible de forces, il est nécessaire qu'un certain nombre d'unités musculaires anatomiques (individus musculaires anatomiques, comme le gastrocnémien, le tibial antérieur, etc.) soit mis en activité, partie simultanément, partie successivement, dans un ordre régulier et avec des rapports déterminés d'intensité. Au cours normal des choses les muscles reçoivent l'incitation à l'activité exclusivement du système nerveux central ; par conséquent nous devons rechercher dans le système nerveux central les dispositifs qui assurent la combinaison appropriée des excitations nécessaires à l'activité musculaire coordonnée. Pour répondre à la question qui intéresse la nature de ces dispositifs coordinateurs, il faut reprendre de plus haut notre exposé.

Chacun des éléments qui entrent dans la constitution de l'appareil moteur se compose d'une fibre nerveuse motrice avec un appareil terminal périphérique et central. L'appareil terminal central est une grande cellule ganglionnaire placée dans la colonne grise de la moelle épinière, ou bien dans un noyau nerveux de la moelle allongée, cellule ganglionnaire dont le prolongement cylindre-axile forme le cylindre-axe de la fibre nerveuse motrice ; l'appareil terminal périphérique est la somme des fibres musculaires primitives avec lesquelles les ramifications terminales de la fibre nerveuse motrice se trouvent en continuité de conduction. Si les appareils périphériques entrent en excitation, un mouvement se produit; dans un autre cas, si des éléments antagonistes entrent simultanément en excitation, il survient une augmentation de tension, après que les appareils centraux, c'est-à-dire les cellules ganglionnaires motrices, ont dégagé l'excitation.

Une excitation, c'est-à-dire une incitation à l'activité fonctionnelle, qui se manifeste par l'envoi d'ondes d'excitation vers la périphérie, peut être commu-

niquée à des cellules ganglionnaires du système nerveux central dans deux cas : ou bien parce qu'elle leur est transmise d'ailleurs par une voie de conduction nerveuse, ou bien parce que des modifications dans l'état physique ou chimique de leur voisinage immédiat non nerveux agissent sur elles comme excitant. Dans ce dernier cas où l'excitation naît d'une manière autochtone, on emploie le qualificatif d'automatique ; dans le premier l'excitation est réflexe ou volontaire. Nous aurons à formuler bientôt, d'une manière plus exacte, la différence qui existe entre le réflexe et la volonté.

Qu'il soit automatique, réflexe ou volontaire, pour qu'un mouvement ordonné, c'est-à-dire un mouvement au service d'un but unique, puisse apparaître, une certaine somme de fibres musculaires, appartenant généralement à des unités musculaires anatomiques très différentes, doit entrer simultanément en excitation. Toute conception *à priori*, qui se laisse guider par l'idée de finalité, admettra qu'à chaque ensemble d'éléments musculaires, séparés dans l'espace, mais devant agir de concert au service d'un but unique, correspond dans les centres nerveux un complexus d'éléments ganglionnaires groupés ensemble dans l'espace. Si l'on accepte ce postulat on rencontre, comme conséquence logique, la question de savoir s'il ne faut pas considérer les cellules motrices des colonnes antérieures ou des noyaux nerveux comme les éléments ganglionnaires dont la réunion dans l'espace, au milieu du système nerveux central, assure la coordination du mouvement.

Cette manière d'entendre les choses est plus ou moins justifiée d'après la solution qu'on donnera à la question de l'unité ou de la pluralité des premières projections centrales des unités musculaires anatomiques. Cette question doit être formulée de la manière suivante : pour chaque unité musculaire anatomique existe-t-il une première projection unique correspondante dans le système nerveux central, c'est-à-dire, les cellules ganglionnaires qui constituent les terminaisons centrales des fibres de ce muscle occupent-elles un espace continu, par exemple, sous forme de noyaux et de colonnes, ou bien la première projection des muscles dans le système nerveux central se fait-elle de telle manière que les cellules ganglionnaires motrices, représentant ce muscle dans le centre nerveux, sont séparées en autant de groupes qu'il est de combinaisons différentes où le muscle est appelé à intervenir de concert avec d'autres muscles au service de différents buts? A cette question se rattache celle de savoir si les groupes de cellules ganglionnaires, appartenant aux muscles de chacune de ces combinaisons fonctionnelles, se trouvent, de leur côté, réunis dans l'espace.

En ce qui concerne l'unité ou la pluralité de la première projection centrale

du muscle, il faut noter d'abord que la réponse sera différente selon qu'il s'agira de représentants plus ou moins élevés dans la série des vertébrés. Chez les vertébrés inférieurs dont la moelle épinière laisse reconnaître nettement une segmentation correspondante aux métamères du corps, soit à l'extérieur, soit sur une série de coupes, par une fréquence alternante des cellules ganglionnaires, les muscles de chaque segment trouveront dans le segment médullaire correspondant leur projection circonscrite dans l'espace ; au contraire, chez les animaux dont la progression d'individualisation anatomique dans la musculature des extrémités s'accompagne parallèlement d'un effacement de segmentation pour la moelle épinière, les indices qui parlent contre l'unité de la projection des unités musculaires se multiplient.

A partir de la grenouille il est de règle générale que chaque muscle des extrémités reçoit ses fibres motrices de plusieurs racines médullaires voisines les unes des autres. A cela vient s'ajouter le fait constaté, non seulement chez les mammifères inférieurs, mais aussi chez le singe, que l'excitation électrique de chaque racine antérieure du plexus cervical ou lombaire provoque des mouvements coordonnés, très analogues aux mouvements qui sont exécutés fréquemment par l'espèce animale en question pour atteindre des buts déterminés.

On peut conclure que les muscles fonctionnellement correspondants sont représentés en commun dans les racines motrices, chacun par une partie des fibres qui les innervent. La réunion de fibres, correspondantes au point de vue fonctionnel, ne devait pas s'opérer dans la moelle épinière ; car les plexus formés par les troncs nerveux leur donnent l'occasion de le faire suffisamment. Mais puisque la sortie de la moelle épinière s'effectue déjà d'une manière ordonnée, on doit admettre qu'il existe une raison pour laquelle cette réunion s'est opérée dans la moelle épinière ; semblable raison peut être fournie par l'utilité de la réunion dans l'espace des représentants ganglionnaires des muscles fonctionnellement correspondants. L'utilité finale d'une telle disposition se trouve dans ce fait, que les excitations qui des centres supérieurs rayonnent vers le bas, ne se meuvent pas au début dans des voies séparées aussi nombreuses que les fibres nerveuses primitives mises définitivement en excitation ; au contraire, des territoires tout entiers de substance grise médullaire, avec leurs cellules motrices, sont mis en action par l'intermédiaire de ce petit nombre de voies.

S'il existe dans le centre nerveux des territoires fonctionnels où les muscles, servant en commun à des buts déterminés et simples, trouvent leur repré-

sentation ganglionnaire réunie dans l'espace, on peut s'attendre à ce que chacun de ces muscles ne soit généralement représenté, dans un territoire déterminé, que par une partie de ses fibres nerveuses. On devrait donc s'imaginer la projection centrale de chaque muscle comme distribuée dans autant de territoires qu'il existe de combinaisons musculaires dont il fait partie en vue de réaliser un but unique. On doit encore s'attendre à ce que l'observation pathologique signale des cas où une altération centrale paralysera un muscle déterminé, seulement pour autant qu'il interviendrait dans une action musculaire déterminée, tandis qu'il se comporterait normalement dans l'association avec d'autres muscles. Cette conséquence de l'hypothèse d'une pluralité de la première projection centrale musculaire n'a pas été confirmée par des observations de paralysies centrales des extrémités, mais bien par certaines observations concernant les paralysies centrales des muscles oculaires.

Il existe, en effet, des cas de paralysie des muscles oculaires où l'abducteur d'un côté, soit du côté droit, a perdu sa force en même temps que le droit interne de l'autre côté. Un patient porteur d'une telle paralysie ne peut tourner le regard vers un objet situé à sa droite. L'objet, soit une lumière, qui se meut à droite, disparaît du champ visuel quand le patient est empêché de tourner la tête. Pour que l'œil puisse suivre la lumière, l'abducteur du côté droit et le muscle droit interne gauche devraient entrer simultanément en activité. Mais on peut encore examiner autrement l'état fonctionnel du droit interne : on invite le patient à fixer le regard sur un objet qu'on approche suivant la ligne médiane ; pour réaliser cette fixation les deux muscles droits internes doivent entrer en activité ; or il arrive que le même droit interne qui refusait son service, quand on lui imposait une tâche à remplir synergiquement avec le muscle abducteur de l'autre côté, conserve toute son activité dans la synergie avec le droit interne du côté opposé.

Comme on a démontré qu'il s'agit de lésions centrales dans ces cas morbides, rien ne semble plus justifié que d'admettre que chaque muscle droit interne est représenté, ganglionnairement, au moins dans deux territoires centraux, dans l'un avec l'abducteur, dans l'autre avec le droit interne du côté opposé. De fait, on a trouvé chez le chat des faisceaux de fibres nerveuses partant du noyau de l'abducteur et se rendant dans le tronc de l'oculo-moteur de l'autre côté en passant devant le noyau de ce dernier nerf.

A la question formulée tantôt on répondra donc avec un haut degré de probabilité en disant : qu'on ne peut pas admettre comme règle générale qu'à chaque unité musculaire anatomique correspond une projection unique dans le

système nerveux central, mais que la combinaison des correspondances fonctionnelles joue plutôt ici un rôle important. Dans le cas du mouvement coordonné de l'œil, le plus simple qu'on puisse imaginer, il paraît même démontré, avec assez de certitude, que la coordination du mouvement repose essentiellement sur la réunion dans l'espace des groupes de cellules ganglionnaires motrices qui appartiennent aux muscles fonctionnellement correspondants. La représentation, développée plus haut *a priori*, doit donc être reconnue comme pleinement justifiée ; mais reste encore la question de savoir dans quelle étendue elle peut s'appliquer.

Ce qu'on peut espérer découvrir dans cette direction dépendra surtout de la réponse à la question suivante, d'ailleurs fondamentale pour la théorie de la coordination : « L'unité musculaire anatomique réagit-elle sous l'influence de l'excitation isolée d'un des groupes ganglionnaires centraux par une excitation également partielle, ou bien par une excitation totale une fois pour toutes ? » Supposons que la réponse à cette question soit telle que nous devons, — reprenant l'exemple des muscles oculaires — admettre que le muscle droit interne, quand il est synergique avec l'abducteur de l'autre côté, entre en activité par une partie de ses fibres musculaires, et que, agissant avec l'autre droit interne, il met en jeu l'autre partie de ses fibres ; mais alors nous pourrons difficilement espérer que cette disposition coordinatrice, applicable aux muscles de l'œil, puisse suffire aussi pour régler le mouvement d'autres muscles tels que ceux des extrémités, dont chacun doit entrer en activité dans un grand nombre de combinaisons diverses pour réaliser des buts simples mais très variés. La décomposition de chacun de ces muscles en un si grand nombre de groupes de fibres à fonctions diverses aurait pour effet d'affaiblir la puissance d'action au service de chacune des combinaisons. Evidemment nous devrions aborder l'examen des dispositions coordinatrices avec d'autres prévisions, s'il était démontré qu'une excitation centrale partielle déterminât toujours une excitation totale du muscle.

On pourrait se représenter facilement qu'il existe à l'intérieur du muscle des dispositifs grâce auxquels toute excitation centrale partielle deviendrait excitation totale périphérique. Prenons le cas d'un muscle dont le nerf se partage en deux groupes de fibres, chaque groupe pouvant être excité séparément par le centre nerveux : on peut s'imaginer que chaque fibre musculaire reçoit deux terminaisons nerveuses, dont l'une appartient au groupe de fibres A, et l'autre au groupe B. Mais tel ne semble pas être le cas ; en effet, ainsi que nous l'avons exposé déjà, il est démontré par l'expérience que le muscle de grenouille n'entre en excitation que par une portion de ses fibres musculaires

quand on excite chacune des racines qui se partagent son innervation. Il faut donc s'attendre à trouver que le dispositif coordinateur le plus simple, réglé d'après le type de la coordination des muscles oculaires, ne suffit aux besoins de l'organisme que pour un nombre restreint de cas.

Dans un chapitre antérieur nous avons vu que la partie proximale de la moelle épinière de grenouille doit posséder une disposition qui assure la coordination des muscles fléchisseurs quand ils prennent l'attitude préparatoire au saut. Comme l'action localisée de la strychnine augmente ce réflexe fléchisseur, nous avons conclu qu'une partie essentielle de cette disposition est formée par des cellules nerveuses. Comme on peut, en outre, rendre probable que les muscles de l'extrémité postérieure ne sont pas représentés en cet endroit par des cellules motrices, nous admettons que certaines petites cellules ganglionnaires des colonnes postérieures seraient chargées d'assurer cette coordination. Ces cellules étant réunies dans l'espace, on peut s'imaginer que l'activité des cellules motrices des fléchisseurs — qui dépendent directement des premières cellules et qui ne sont pas groupées ensemble dans l'espace, — se trouve coordonnée par elles dans le but de fournir l'attitude préparatoire au saut.

Il est évident que des dispositions coordinatrices établies d'après ce dernier schéma possèderont certains avantages sur les dispositions plus simples que nous avons indiquées pour les muscles de l'œil : l'avantage principal consistera en ce que chaque fibre musculaire pourra être mise en activité pour l'exécution des buts les plus divers, c'est-à-dire dans les combinaisons les plus variées avec d'autres fibres musculaires. Plus les combinaisons dans lesquelles un muscle est appelé à intervenir sont nombreuses, plus il devient probable que ses fibres musculaires et les cellules ganglionnaires motrices correspondantes sont représentées dans des appareils coordinateurs d'un ordre plus élevé. Dans cet ordre d'idées on peut encore admettre que les cellules motrices correspondant à ces muscles sont réunies dans l'espace par groupes avec des groupes d'autres cellules ganglionnaires appartenant à d'autres muscles, et cela au service de combinaisons motrices plus simples. Certaines observations pathologiques plaident en faveur de l'existence, dans la moelle épinière de l'homme, de telles dispositions coordinatrices simples, concernant des muscles qui doivent être représentés aussi dans les dispositions coordinatrices d'un ordre plus élevé.

Il faut encore dire que plus est grand le nombre des muscles qui doivent être actifs pour atteindre, d'une manière ordonnée, un but déterminé, plus il

devient probable que ce groupement musculaire possède des dispositions coordinatrices d'un ordre plus élevé dont on peut supposer que l'emplacement se trouve à un niveau plus élevé dans le système nerveux central, c'est-à-dire au-dessus de la moelle épinière; cela se trouvera d'autant plus vrai que l'activité musculaire doit s'adapter davantage aux variations de circonstances extérieures pour rester ordonnée et pour atteindre le but; cela sera donc d'autant plus vrai que le nombre des excitations centripètes, amenées par les voies sensitives et sensorielles les plus diverses, et qui peuvent influencer la régularisation de l'excitation centrifuge, deviendra plus grand. Or, c'est ce qui existe dans la plus large mesure pour le groupement des excitations musculaires qui doivent être présentes pour que l'équilibre du corps, s'adaptant aux conditions de chaque instant, soit maintenu. La plupart de nos muscles sont continuellement en excitation au service de la conservation de l'équilibre, avec un rapport d'intensité qui doit être approprié aux conditions de chaque instant. Si ces circonstances éprouvent des modifications subites, il faut que les excitations, qui existent précisément alors dans des groupes entiers de muscles, puissent être arrêtées tout aussi subitement.

Si nous tenons compte de toutes ces notions, il faut prévoir que l'appareil coordinateur qui, dans le système nerveux central, assure la conservation de l'équilibre du corps, est un appareil très compliqué, et que les pièces de raccordement, transmettant toutes les excitations centripètes, qui concourent à l'équilibre, aux éléments moteurs qui doivent intervenir, ne sont pas groupées ensemble dans un endroit étroitement circonscrit du système nerveux central; en d'autres termes, nous devons supposer qu'il n'existe pas un centre coordinateur strictement circonscrit pour la conservation de l'équilibre du corps.

Le *concept du réflexe* a été déduit par Descartes de l'expérience consistant en ce que l'approche d'un objet menaçant l'œil détermine la fermeture des paupières, et cela avec une force supérieure à notre volonté. Comme suite de l'impression optique une onde d'excitation se propage à travers le nerf optique dans le système nerveux central, où elle s'infléchit de la direction centripète dans la direction centrifuge pour arriver aux fibres musculaires qui ferment la paupière. Pour qu'un réflexe puisse se produire, les éléments suivants interviennent nécessairement : un appareil récepteur de l'excitation avec ses voies nerveuses centripètes qui transmettent l'excitation, et un appareil qui réfléchit, c'est-à-dire qui établit la transmission des ondes d'excitation à des voies centrifuges déterminées.

Nous avons décrit plus haut l'ensemble des dispositifs nécessaires à la for-

mation d'un réflexe et constituant un arc réflexe. Nous avons aussi indiqué les éléments qui dans la moelle épinière font partie des arcs réflexes, et ce qu'on doit entendre par arc réflexe court et arc réflexe long.

Il est probable que les mouvements établis par des arcs réflexes courts se trouvent dans un rapport simple avec les régions de la peau sur lesquelles l'excitation porte, de telle manière que, d'après l'endroit d'application de l'excitant et d'après sa nature, le mouvement a pour effet ou bien d'éloigner la région cutanée de l'objet excitant, ou bien d'augmenter le contact avec l'objet excitant. Des arcs réflexes courts déterminant ce dernier effet existent dans la moelle épinière de la grenouille mâle au niveau de la partie proximale de la moelle; à l'époque des amours, l'excitabilité de ces arcs réflexes augmente considérablement, et ainsi se trouve assuré l'embrassement solide de la femelle pendant les différents jours que dure l'accouplement.

On ne peut se représenter de mouvements plus simples, pouvant être utiles à l'organisme, que ceux qui ont pour effet d'éloigner ou de rapprocher la région excitée de l'objet excitant. On comprend que les arcs réflexes courts ne pourraient suffire à des mouvements coordonnés complexes, ayant un but déterminé; car de tels mouvements exigent l'intervention synergique de groupes musculaires recevant leur innervation de segments médullaires différents, peut-être très éloignés les uns des autres. Se demander si des arcs réflexes longs trouvent leur joint dans la moelle épinière revient à se demander s'il existe dans cet organe des dispositifs pour des mouvements coordonnés et appropriés. Ce ne paraît être le cas pour la moelle épinière des mammifères que dans une mesure très restreinte. Ainsi les mouvements réflexes du corps, qu'on voit survenir chez l'homme, à la suite de divisions médullaires traumatiques, en-dessous de la région de séparation, sont toujours de nature très simple; chez le lapin les mouvements réflexes ne s'étendent aux extrémités non atteintes par l'excitant qu'aussi longtemps que la moelle allongée reste en communication avec la moelle épinière. Il semble donc que les parties ascendantes et descendantes des arcs réflexes longs, qui certes sont très abondamment représentées dans la moelle épinière du mammifère, trouvent surtout leur joint au-dessus de la moelle épinière.

Il en est autrement chez la grenouille; après la décapitation cet animal se tient, il est vrai, dans l'immobilité si aucun excitant extérieur ne l'atteint; mais la moelle épinière séparée de la moelle allongée établit encore, par voie réflexe, des mouvements coordonnés tels que la prise de l'attitude préparatoire du saut, le saut lui-même, des mouvements appropriés de nettoyage qui se modifient

même d'une manière appropriée si les circonstances se modifient. Ces mouvements de nettoyage ont fait naître l'hypothèse de l'existence d'une âme spinale, hypothèse que nous discuterons plus loin.

En face d'un attouchement inattendu le saut de la grenouille constitue une réaction appropriée, et comme le saut n'est possible qu'à la suite d'une attitude préparatoire, il paraît donc tout naturel que les mouvements qui surviennent dans la *préparation réflexe* de la grenouille à la suite d'excitations modérées, appartiennent, pour la plupart, à ceux qui préparent le saut. Ils constituent surtout des mouvements de flexion; quand l'excitant est faible, les flexions sont passagères et ne s'établissent que dans quelques unes des articulations de l'extrémité atteinte par l'excitation. Si l'excitation est renforcée, les flexions s'étendent à un plus grand nombre d'articulations, même à celles de l'autre extrémité; en même temps leur intensité et leur durée augmentent; puis elles conduisent à l'attitude préparatoire du saut, et enfin au saut lui-même. Le saut, qui consiste dans une extension simple et simultanée de toutes les articulations, peut être remplacé par des mouvements compliqués de défense ou de nettoyage, lorsqu'il est empêché, ou bien lorsque la durée, l'étendue, l'intensité de l'excitation sont accrues.

Nous avons déjà vu que la partie proximale de la moelle épinière de grenouille renferme des centres réflexes pour les mouvements de flexion. La partie distale au niveau de la quatrième vertèbre contient les centres extenseurs. Les excitations les plus faibles ne provoquent des réflexes chez la grenouille qu'aussi longtemps que la partie proximale de la moelle épinière est conservée; les mouvements obtenus sont des flexions. Ce phénomène paraît être en rapport avec l'importance que possède, dans la vie de la grenouille, la prise de l'attitude préparatoire du saut. Les centres fléchisseurs situés dans la partie proximale de la moelle semblent être plus excitables que les centres extenseurs situés dans la partie distale, de sorte que les arcs réflexes longs de la moelle épinière de la grenouille réagissent plus facilement que les arcs réflexes courts. Si une onde d'excitation partant du cerveau descend dans la moelle épinière et s'engage également dans toutes les voies existantes, il faut qu'elle détermine directement chez la grenouille, d'abord la prise de l'attitude préparatoire du saut, ensuite le saut lui-même.

L'extension que prennent les réflexes quand on renforce l'excitant, est soumise aux règles suivantes, basées sur les recherches instituées par Pflüger sur des grenouilles décapitées *(préparations réflexes)* :

1) Si un mouvement unilatéral du corps succède à une excitation cutanée, il se produit toujours du côté où a été appliqué l'excitant.

2) Si les mouvements du côté excité s'accompagnent de mouvements de l'autre côté, ceux-ci surviennent dans les muscles correspondants à ceux du côté excité. Aussi, l'excitation centrifuge transmise par la moelle épinière dans une direction double n'est jamais communiquée aux extrémités croisées ; ainsi, par exemple, l'excitation des nerfs sensitifs d'une extrémité postérieure ne peut jamais avoir pour effet unique le mouvement de cette extrémité même avec celui de l'extrémité antérieure du côté opposé. Cette combinaison de mouvements ne s'établit que si la préparation réflexe contient encore une partie de la moelle allongée.

3) Si un excitant appliqué sur un côté provoque des réflexes dans les deux moitiés du corps de telle sorte qu'ils sont plus intenses d'un côté que de l'autre, les mouvements les plus étendus apparaissent du côté excité.

4) Si l'excitation d'un nerf sensitif a comme effet primaire l'excitation d'un nerf moteur et si ensuite l'excitation s'étend à des régions motrices plus éloignées, cette extension se fait dans le cerveau suivant une direction descendante, et dans la moelle épinière suivant une direction ascendante ; dans les deux cas elle converge donc vers la moelle allongée.

Nous avons déjà vu, à propos de la simple préparation neuro-musculaire, qu'il existe des excitations nommées sous-minimales, c'est-à-dire, des excitations dont chacune, appliquée isolément sur la préparation, ne provoque pas de réaction sensible, mais qui, en se succédant à de courts intervalles de temps, déterminent la contraction des muscles par *sommation* des excitations. Cette influence d'addition n'est que faiblement accusée dans la préparation neuro-musculaire, tandis que pour la préparation réflexe elle est tellement marquée qu'elle domine toute la scène. Les excitants les plus vifs mais d'une durée instantanée, tels que des courants d'induction très intenses, peuvent rester sans effet sur la préparation neuro-musculaire, tandis que des excitants très faibles peuvent provoquer des mouvements très énergiques s'ils sont appliqués à des intervalles de temps appropriés.

Les excitants isolés qui s'additionnent pourront surtout être très faibles et déterminer néanmoins des effets dans la préparation réflexe, s'ils sont appliqués à la surface cutanée sensible ; d'autre part, tandis que la préparation neuro-musculaire réagit très facilement sous l'influence d'excitants appliqués sur le tronc nerveux moteur, la préparation réflexe est relativement peu sensible aux excitations portées sur le tronc nerveux sensitif. La préparation réflexe est donc plus sensible à l'excitation de la surface sensitive qu'à l'excitation du tronc nerveux sensitif ; ce fait est peut-être dû à ce que l'énergie des ondes d'excita-

tion, qui partent de l'appareil terminal sensitif et périphérique, est, en somme, plus grande que l'énergie de l'agent excitateur qui agit sur lui, c'est-à-dire que l'énergie s'accroît par des processus chimiques qui évoluent dans cet appareil; cette supériorité pourrait encore être due à ce que les appareils terminaux envoient les ondes d'excitation centripètes à l'appareil réflecteur dans un rythme indépendant des influences excitantes, et dans une succession qui serait spécialement adéquate à cet appareil réflecteur. Il est probable que ce dernier facteur prédomine; car nous avons déjà vu que la succession des excitants dans le temps offre dans le domaine des réflexes une plus grande importance que l'intensité des excitants isolés. Déjà antérieurement aussi, nous avons été amenés à attribuer la différence des réactions de la préparation réflexe et de la préparation neuro-musculaire vis-à-vis des mêmes influences (solution concentrée de chlorure de sodium d'une part, température de 40° d'autre part) à une différence dans le rythme des excitations naissantes.

Un rapport étroit pourrait exister entre le degré d'influence que le rythme de l'onde d'excitation, affluant vers l'appareil réflecteur, exerce sur l'apparition ou l'absence de réaction, et cet autre fait, que le rythme des ondes d'excitation, émises par cet appareil dans une direction centrifuge, ne varie que dans des limites très étroites, tellement qu'on peut même considérer ce dernier rythme comme constant. Tandis que le muscle, dont le nerf moteur est excité par des courants électriques successifs, répond par une modification d'état dont la fréquence varie de la même manière que la fréquence de l'excitation, les modifications du muscle d'une préparation réflexe surviennent toujours, quelle que soit la façon de provoquer le phénomène, dans un intervalle, à peu près constant, d'environ $^1/_8$ de seconde.

Comme la préparation réflexe réagit bien mieux sous l'excitation des surfaces cutanées que sous l'excitation des troncs nerveux sensitifs, on applique de préférence l'excitant sur les premières quand on veut étudier l'influence de diverses circonstances sur l'excitabilité des appareils réflecteurs. L'excitation peut être instituée à l'aide d'agents mécaniques, thermiques, chimiques et électriques. Nous avons déjà vu que l'addition des excitations isolées exerce une influence particulière lors des stimulations électriques. Notons encore que les excitations thermiques, électriques et chimiques ne développent de réflexe que dans le cas où elles agissent avec un certain degré d'instantanéité; la pression, la chaleur, la cautérisation, poussées au plus haut point, peuvent rester sans effet, si elles débutent avec une intensité minimale et s'accroissent tout à fait lentement. Afin de déterminer à diverses reprises une excitation uniforme, on a

surtout recours aux courants induits tétanisants, comme aussi à une solution acide étendue, dans laquelle on plonge les pattes de la préparation réflexe. Ce dernier procédé présente un plus haut degré d'uniformité d'action, pourvu qu'on immerge toujours les pattes avec la même rapidité et que l'on enlève la solution acide avec de l'eau, dès que la réaction a été observée.

Le degré d'excitabilité des appareils réflecteurs peut s'apprécier en déterminant, soit la vitesse avec laquelle la réaction succède à l'excitation, soit l'énergie des contractions d'un ou de plusieurs muscles intervenant dans le réflexe, soit la plus petite intensité d'excitation, qui suffit précisément pour provoquer un mouvement réflexe minimal, soit enfin l'étendue qu'envahit le réflexe dans l'appareil musculaire.

Indépendamment de l'excitabilité de l'appareil réflecteur, la durée latente du mouvement réflexe ou le *temps réflexe* dépend, à un haut degré, de l'intensité de l'excitation. Si l'excitant est suffisamment intense, la durée réflexe peut être si courte qu'elle échappe à l'observation pratiquée sans instruments, mais dans les conditions les plus favorables elle équivaut encore toujours à environ douze fois le temps qui serait nécessaire à la transmission de l'onde d'excitation à travers un nerf périphérique qui aurait la longueur de l'arc réflexe. Si l'on affaiblit l'excitation, par exemple, en diluant la solution acide, l'intervalle de temps qui s'écoule entre le moment où l'excitant commence à agir et le moment où la réaction commence, peut être tellement prolongé que cet intervalle, ainsi que ses variations, peut être mesuré par la numération des coups du métronome (méthode de Türck). Cette méthode a permis, entre autres, de démontrer, sur la préparation réflexe de la grenouille, le fait remarquable que, après l'hémisection de la moelle épinière, la sensibilité réflexe augmente du côté opéré et diminue de l'autre côté.

L'excitabilité des appareils réflecteurs présente la modification la plus remarquable sous l'influence de la strychnine : pour de petites doses cette modification se manifeste par un abaissement du seuil de l'excitation, ou, l'intensité de l'excitant restant la même, par une augmentation de l'énergie et de l'étendue des mouvements réflexes, qui toutefois conservent encore le caractère habituel de la coordination. D'après certaines données, le temps réflexe serait raccourci dans ces conditions; d'après d'autres il serait prolongé. Si l'action de la strychnine s'exerce plus vivement, il survient un phénomène qui pourrait encore être attribué à un nouvel accroissement de l'excitabilité des appareils réflecteurs, mais qui suscite pourtant une autre interprétation. Dans ces conditions, toute excitation, appliquée n'importe où, est suivie d'une convul-

sion tonique de tous les muscles de l'animal ou de la préparation réflexe. L'attitude prise alors par l'animal ou par la préparation est tout à fait typique ; elle peut être considérée comme une extension maximale, quoiqu'elle ne soit pas due à ce que les muscles extenseurs entrent seuls, ou d'une manière prédominante, en contraction ; elle provient de ce que l'effet total des extenseurs l'emporte de loin sur celui de leurs antagonistes dans le cas où tous les muscles se trouvent uniformément mis en contraction maximale.

On doit en conclure que tout point de la surface sensitive est relié par l'intermédiaire du système nerveux central à chaque fibre musculaire par une voie de conduction, mais que le passage des ondes d'excitation sur la plupart de ces voies, spécialement sur celles qui ne sont pas appropriées à établir des mouvements coordonnés et appropriés, rencontre habituellement des obstacles particuliers qui sont totalement levés par l'influence de la strychnine. Il faut établir au moins une différence symptomatique entre les deux modes d'action de la strychnine, c'est-à-dire, entre la simple augmentation de l'excitabilité des appareils réflecteurs avec conservation des coordinations habituelles, et cet état d'intoxication où les obstacles, qui s'opposent à l'extension des ondes d'excitation dans toutes les voies centrales préformées, sont levés ou surmontés. En ce qui concerne le mécanisme causal, on doit évidemment concéder que les deux formes du phénomène pourraient être dues à des causes essentiellement identiques, ne différant que par l'intensité. Car la généralisation des excitations, que nous sommes tentés d'attribuer à ce que la strychnine lève directement les obstacles particuliers, pourrait aussi être expliquée en admettant que l'augmentation maximale de l'excitabilité de tous les appareils réflecteurs a pour effet de surmonter tous les obstacles.

Une action analogue à celle de la strychnine est exercée par la picrotoxine, la morphine et la brucine ; le chloroforme possède une action inverse. Certains états pathologiques, comme ceux du tétanos traumatique et de l'hydrophobie, sont très analogues à l'état déterminé par la strychnine ; le centre réflexe, qui détermine chez la grenouille mâle le spasme de l'accouplement, présente une augmentation d'excitabilité revenant par périodes. Une élévation ou une diminution de la température de la moelle épinière chez la grenouille détermineraient toutes les deux un abaissement du seuil de l'excitation et une augmentation dans l'énergie du réflexe. Si la température s'élève, la durée réflexe deviendrait plus courte ; si elle s'abaisse, la durée deviendrait plus longue ; l'augmentation de température aurait encore pour effet — ce qui survient du reste très facilement dans n'importe quelles conditions — de fatiguer plus rapidement la

préparation réflexe. Les données d'observation concernant l'influence du courant constant sur l'excitabilité réflexe de la moelle épinière des grenouilles sont contradictoires et n'ont pas encore été interprétées.

Un fait d'importance capitale pour la théorie des processus dans les centres nerveux est le suivant : la transmission d'ondes d'excitation centripètes aux voies centrifuges, ce qui constitue le réflexe proprement dit, peut être arrêtée, avec une puissance remarquable, par des ondes d'excitation qui arrivent simultanément à l'appareil réflecteur par d'autres voies. Ces ondes d'excitation qui exercent une *inhibition du réflexe* peuvent être amenées de la périphérie par des voies sensitives, ou bien du cerveau par des voies cérébro-médullaires. La méthode de Türek se prête spécialement à observer les données fondamentales de cette question ; en effet, elle permet de démontrer chez des grenouilles, dont le cerveau est enlevé jusqu'au devant des lobes optiques, que le nombre de coups du métronome — nombre compté depuis le moment, où la patte étendue est plongée dans la solution acide diluée, jusqu'au moment où la patte se retire de cette solution par un mouvement réflexe, — augmente considérablement si les lobes optiques sont excités par le contact de petits cristaux de sel marin (Setschenow).

Du reste, cet appareil central, dont l'activité était stimulée par le dispositif d'expérience ci-dessus, dégage, même en dehors d'une excitation spéciale, des ondes continues qui retardent les réflexes ; cela ressort du fait que le temps réflexe est généralement plus court avec une préparation réflexe complètement dégarnie de cerveau, qu'avec une préparation dont les lobes optiques sont encore en rapport avec la moelle épinière par l'intermédiaire de la moelle allongée. Si l'encéphale est enlevé jusqu'au delà de la moelle allongée, le temps réflexe devient plus long immédiatement après l'opération ; on attribue ce retard, sans doute avec raison, à une excitation des fibres qui relient le centre inhibitif des lobes optiques aux appareils réflecteurs de la moelle épinière. L'action inhibitive, exercée de fait par les lobes optiques, apporte à l'observateur qui réfléchit une haute satisfaction, parce qu'elle indique l'existence d'un dispositif organique qui peut, à l'occasion, modérer le caractère irrésistible de réactions, qui doivent leur origine aux influences portées sur un seul domaine sensitif (surface cutanée), et qui, par là, pourraient ne pas être convenablement appropriées.

Un fait dont la signification se comprend moins bien est le suivant : même avec la préparation réflexe absolument dépourvue de cerveau, le temps réflexe est prolongé, ou le réflexe est même complètement supprimé, dans le cas où,

simultanément avec l'excitation de forme et d'intensité convenables pour provoquer un réflexe, des excitations très intenses sont amenées à la moelle épinière par d'autres voies sensitives. Rappellons d'ailleurs ici que, s'appuyant sur la donnée ci-dessus et sur la difficulté de provoquer des réflexes par l'excitation des troncs nerveux sensitifs de la peau, on a proclamé l'existence de fibres nerveuses particulières, dont le mode d'action spécifique serait exclusivement l'inhibition des réflexes.

Si nous abordons en ce moment l'étude du rôle que jouent dans la vie de l'*animal à sang chaud* les réflexes établis par la moelle épinière, il faut d'abord se rappeler, ce que nous signalions déjà plus haut, que les arcs réflexes courts seuls trouvent exclusivement, ou à peu près, leur joint dans la moelle épinière des mammifères. Chez les mammifères privés de cerveau et dont on entretient artificiellement la respiration, comme aussi chez l'homme dont la moelle épinière a subi une solution de continuité, on peut démontrer facilement des réflexes, établis par des arcs réflexes courts, qui doivent leur origine à des excitations du tégument externe et qui trouvent leur expression dans des mouvements du corps ; mais il n'est pas facile de reconnaître l'importance de ces réflexes pour les divers buts de la vie ; car il s'agit généralement de très simples mouvements de contraction qui peuvent éloigner les endroits excités de l'objet excitant, mais qui se présentent à peine sous cette forme dans l'état normal, tout au plus pendant le sommeil ou la narcose.

Il n'existe que des observations isolées tendant à prouver que des complexus de mouvements, d'une coordination plus élevée, offrant les caractères des mouvements qui se présentent dans la relation habituelle de l'individu avec le monde extérieur, pourraient être établis par l'intermédiaire de la moelle épinière du mammifère. Une chienne, dont la moelle thoracique avait été séparée de la moelle lombaire à l'âge de neuf mois, présenta, quatre mois après l'opération, les phénomènes suivants : Quand on soulevait l'animal, en le prenant par la nuque, chaque fois les extrémités postérieures se plaçaient en tremblant dans une extension forte et convulsive ; puis, peu après, survenaient des mouvements tels que l'extrémité droite entrait en extension pendant que l'extrémité gauche était en flexion, et vice-versa. Ce manège durait, avec un ralentissement continu, aussi longtemps que l'animal était tenu suspendu. Les mouvements présentaient ainsi de l'analogie avec ceux de la course. Des phénomènes analogues ont été observés plus fréquemment chez les oiseaux. Les mouvements alternatifs rythmiques des pattes, analogues aux mouvements de la marche, se présentaient chez des pigeons qui avaient survécu longtemps à la séparation de la

moelle lombaire d'avec la moelle dorsale. Ces mouvements pouvaient être provoqués par une excitation légère, appliquée sur les doigts de l'animal couché généralement sur le dos, et se continuaient longtemps avec des apparences de spontanéité. Des canards, dont la moelle lombaire était séparée du reste du système nerveux central, ou dont la moelle cervicale avait été sectionnée entre la quatrième et la cinquième vertèbre cervicale, pouvaient nager d'une manière normale. Les animaux, auxquels on pratiqua cette dernière opération et chez lesquels on entretint artificiellement la respiration, exécutèrent encore en dehors de l'eau, pourvu que leurs pattes fussent en l'air, de longues séries de mouvements intenses de natation, séries qui étaient interrompues par des périodes de repos; mais les pattes ne pouvaient toucher la terre, car aussitôt la station, la marche et tout mouvement approprié étaient rendus impossibles par des contractions musculaires analogues au tétanos strychnique.

L'impression générale qui se dégage de l'exposé précédent c'est que les mouvements décrits ci-dessus doivent être attribués, non pas à des excitations qui seraient transmises par les appareils sensitifs de la surface cutanée, mais plutôt à des excitations qui naissent dans certaines parties de l'appareil locomoteur lui-même, sous l'influence de certaines attitudes et de certains mouvements des membres. Déjà nous avons appris à connaître dans le phénomène dit « du genou », un réflexe de ce genre, qui est de nature très simple et qui s'établit par des arcs réflexes courts de la moelle épinière chez les mammifères. Comme des phénomènes analogues s'observent également avec d'autres muscles que le quadriceps cruris, — avec le triceps brachial et le muscle gastrocnémien, — il devient probable que ces réflexes tendineux constituent des cas particuliers d'une disposition générale; cette disposition consisterait en ce que l'extension que subit chaque muscle, y compris son tendon, par les contractions de ses antagonistes, provoque dans ce muscle, d'une manière réflexe, une contraction qui régularise le mouvement déterminé par les muscles antagonistes. Il est possible que les mouvements alternatifs rythmiques signalés plus haut, et établis par un segment médullaire, reposent sur un mécanisme tout à fait analogue mais plus compliqué.

Après quelque réflexion on ne s'étonnera pas que ces complexus de mouvements d'une coordination élevée et qui jouent un rôle important dans la réaction de l'animal contre le monde extérieur, puissent être réalisés, par l'intermédiaire de la moelle épinière seule, moins chez les oiseaux que chez les amphibiens, et moins encore chez les mammifères que chez les oiseaux. Plus le mode de vie et les situations éventuelles de la vie sont variés chez un animal,

plus il convient que les arcs réflexes longs remontent dans des parties plus élevées du système nerveux central, afin de trouver seulement à ce niveau leur joint dans des appareils réflecteurs. Toutes ces liaisons nerveuses qui garantissent, pour chaque cas particulier, aux excitations affluant par les différentes portes sensorielles, leur part d'influence dans la constitution de la forme spéciale du mouvement réflexe, s'établissent certainement mieux dans le mésocéphale que dans la moelle épinière. Vu la position des appareils réflecteurs et coordinateurs dans le mésocéphale, il existe une plus grande facilité pour les liaisons de ces appareils avec le manteau cérébral, de sorte que ces mêmes appareils qui servent au mouvement simplement réflexe peuvent encore servir à établir les mouvements provoqués par le manteau cérébral.

Nous devons tenter maintenant de tracer *la ligne de démarcation entre les concepts des actes réflexes et des actes volontaires*, problème dont la solution rigoureuse se heurte à des difficultés considérables.

En ce qui concerne les mouvements personnels, on peut évidemment se faire illusion sur ces difficultés et les contourner en admettant comme critérium le contenu de sa propre conscience ; ce contenu nous permet de dire, lors d'un mouvement exécuté, s'il s'est établi avec, sans ou même contre notre volonté.

Un mouvement nous semble volontaire si, avant son exécution, la représentation du mouvement lui-même, ou celle du but à atteindre par ce mouvement, est apparue dans notre conscience. L'impression du volontaire devient plus nette quand la représentation du mouvement ou du but appartient à une plus longue série de représentations dont la cause directe et externe nous a échappé, et quand les représentations de différents buts sont entrées en lutte les unes avec les autres, lutte dont l'issue fut déterminée par la représentation nette des états consécutifs qu'auraient provoqués les divers mouvements mis en balance. D'après cela, on ne doit pas s'étonner si l'impression du caractère d'acte volontaire varie beaucoup dans sa netteté, et si le même mouvement, exécuté dans des circonstances extérieures en apparence identiques, peut nous paraître une fois comme volontaire, une autre fois comme involontaire.

Evidemment il existe des mouvements qu'on opposera comme mouvements réflexes, avec un contraste très clair, aux mouvements volontaires : tel est, par exemple, l'éternuement, que nous pouvons imiter volontairement dans une certaine mesure, mais non exécuter dans toute sa perfection ; quand un excitant, sous forme de chatouillement, atteint certaines régions de la muqueuse nasale, il s'établit d'une manière tellement irrésistible que nous pouvons par les efforts de notre volonté y résister à peine. Le même fait s'observe pour le clignement

de l'œil lorsqu'une excitation est portée sur la conjonctive; on pourrait produire encore quelques exemples de ce genre. Toutefois le critérium fourni par le contenu de sa propre conscience est très incertain la plupart du temps, et ne s'applique, en tous cas, qu'aux mouvements exécutés par nous-mêmes; en effet, les jugements par lesquels nous classifions les mouvements d'autres hommes et surtout des animaux, — si la classification prétendait se baser sur les phénomènes de la conscience, — reposent sur des conclusions d'analogie qui peuvent être permises d'une manière générale, mais qui, dans la plupart des cas particuliers, suscitent des doutes légitimes.

Voyons donc jusqu'à quel point on peut définir le réflexe et le volontaire, en ne prenant comme point de départ que le côté purement matériel des processus. Comme principe fondamental sur lequel le raisonnement viendra s'édifier, on peut émettre l'affirmation suivante : toutes les ondes d'excitation qui sortent du système nerveux central et qui se manifestent par des mouvements du corps, présentent une liaison causale et mécanique avec des ondes d'excitation qui avaient pénétré auparavant dans le système nerveux central par des voies centripètes. Nous faisons ici abstraction des mouvements appelés *automatiques*, dont le contraste avec les mouvements réflexes est très net et dont l'introduction dans le domaine du volontaire trouverait à peine un défenseur.

Le lien causal est le plus simple pour les arcs réflexes courts d'une préparation réflexe de grenouille, quand les deux derniers segments médullaires sont seuls conservés. Le mécanisme du processus consiste alors dans la transmission des ondes d'excitation centripètes, par un petit nombre de pièces de raccordement, sur un petit nombre de voies centrifuges; c'est le maximum des possibilités.

Le rapport causal devient un peu plus compliqué, quoique encore relativement simple, dans les réflexes habituels présentés par la préparation réflexe de grenouille dont toute la moelle épinière est conservée. Nous voulons parler de l'attitude préparatoire au saut, du saut lui-même, des mouvements de défense et des mouvements ordinaires de nettoyage, laissant provisoirement de côté les mouvements compliqués de nettoyage. La multiplicité des transmissions qui sont possibles ici est évidemment très grande; mais le choix peut se faire encore d'une manière relativement simple, par suite d'une gradation appropriée de la conductibilité des différentes voies et de l'excitabilité des joints cellulaires qui établissent la transmission.

Une nouvelle complication s'établit à propos des arcs réflexes longs qui se ferment dans le mésocéphale; en effet, le choix parmi les transmissions possibles n'est plus déterminé seulement par la nature et l'endroit d'application d'excitants

appartenant exclusivement au domaine du tact, mais la forme spéciale des mouvements consécutifs est influencée par des excitations qui prennent leur origine dans d'autres domaines sensoriels.

Toutefois, d'une manière générale, nous pouvons dire que les réflexes établis par le mésocéphale ne dépendront aussi — en dehors des connexions nerveuses, existant une fois pour toutes, soit innées, soit acquises par l'exercice de la vie individuelle, — que des excitations sensorielles qui y arrivent à l'instant même ; l'influence des excitations d'affluence momentanée est telle, qu'il en résulte une gradation de conductibilité et d'excitabilité pour toutes les voies possibles, et que l'effet apparaît dans les voies réellement suivies comme une combinaison appropriée.

Plus un animal est placé haut sur l'échelle des organismes, plus ses conditions de vie et les possibilités de se comporter de différentes façons, offrent de variations ; plus donc il importe que ses réactions ne se produisent pas seulement sous l'influence des excitations sensorielles du moment, mais que chacun de ses actes soit déterminé en tenant compte d'une somme notable d'impressions antérieures. Or, le système des voies d'association du manteau cérébral paraît se prêter particulièrement à assurer, aux impressions sensorielles passées, leur part d'influence sur la forme des complexus d'innervation motrice de chaque instant.

La partie essentielle dans le système d'association consiste en ceci : à chaque appareil des sens appartient une région de l'écorce cérébrale, où les impressions qui atteignent ce sens sont amenées sous forme d'ondes d'excitation, et d'où partent des voies qui transmettent ces ondes d'excitation aux appareils de coordination motrice du mésocéphale. Mais, en outre, les différentes sphères corticales des diverses régions sensorielles sont reliées entre elles par des voies de conduction, d'une manière si variée, que les systèmes de fibres qui constituent ces liaisons, les *systèmes d'association*, dominent réellement la structure du manteau cérébral.

La formation ou l'usage variable des différentes liaisons associatrices semble être réglé par les impressions sensorielles qui surviennent à différentes reprises et simultanément. Chacun des deux points des sphères sensorielles de l'écorce cérébrale, qui appartiennent à deux impressions sensorielles survenues ensemble et itérativement, se lient l'un à l'autre, de telle sorte que plus tard les deux points corticaux entrent dans une excitation simultanée, quoique la provocation extérieure existe seulement pour un seul de ces points ; par conséquent, chacun d'eux peut émettre des ondes d'excitation descendantes qui interviendront dans la conformation du complexus moteur, soit par une action excitante, soit par une action inhibitive.

Jusqu'ici notre raisonnement s'est appuyé exclusivement sur les notions purement mécaniques du côté matériel des processus ; nous avons été ainsi en état de comprendre les mouvements établis par le manteau cérébral sous le type général de processus réflexes. Evidemment nous leur avons reconnu un criterium particulier par lequel ils se distinguent des autres réflexes ; car nous avons dit que leur conformation est influencée, non seulement par les impressions sensorielles qui existent à un moment donné, mais aussi par la somme des impressions sensorielles qui ont précédé dans la vie individuelle. La plus grande complexité qui en résulte pour l'acte mécanique ne pouvait cependant nous déterminer à les opposer aux autres réflexes comme des phénomènes particuliers. Mais le système d'association du manteau cérébral ne paraît pas seulement être capable d'établir mécaniquement l'influence d'impressions sensorielles antérieures sur la conformation des complexus moteurs actuels : son influence mécanique reflète aussi le mode de développement des représentations qui se font dans notre conscience, grâce à la connexion des impressions fournies simultanément par les différents sens, et cela avec tant de fidélité que nous ne pouvons nous empêcher de considérer son mécanisme lui-même comme le corrélatif mécanique des processus psychiques, quoique nous ne comprenions rien du fait qui nous montre des états déterminés de la conscience liés à des états déterminés du cerveau.

Toutes les représentations qui servent à nous orienter dans le monde extérieur, et qui peuvent nous aider à nous y comporter régulièrement, sont composées ou abstraites d'*images mémoratives* ou mnémoniques appartenant aux différents domaines des sens. Si, à ce mode de développement de représentations, doit correspondre un organe matériel, ce ne peut être que le système d'association du manteau cérébral. En effet, le mésocéphale et la moelle épinière paraissent être impropres à cette fonction d'après leur structure même ; pour la moelle épinière il y a, en plus, cette condition qu'elle n'est reliée directement qu'avec un seul sens, le sens du tact. Si l'on attribue à la moelle épinière une relation directe avec les processus psychiques qui accompagnent la conformation de mouvements combinés, ainsi qu'on l'a fait en concluant, — de l'existence, dans la préparation réflexe de grenouille, des mouvements de nettoyage se modifiant utilement, — à l'existence d'une *âme médullaire*, on doit reconnaître également à cet organe la propriété d'associer les impressions sensorielles provenant des domaines des différents sens ; or nous ne saurions admettre de telles conclusions. Toutefois comme le mésocéphale lui-même ne peut non plus, d'après notre manière de voir, posséder cette propriété, et comme

le manteau cérébral, contrairement au mésocéphale, présente les dispositifs les plus abondants pour de telles associations, il nous semble logique de circonscrire le concept du réflexe pur aux mouvements établis uniquement par la moelle épinière et le mésocéphale (à l'exclusion des mouvements automatiques); nous en venons ainsi à opposer les mouvements réflexes aux mouvements sur la conformation desquels le manteau cérébral exerce une influence déterminante. Pour motiver cette opposition il suffit que l'impression du volontaire puisse être combinée dans la conscience subjective avec l'exercice de l'influence indiquée, encore bien que cette combinaison ne se réalise pas dans chaque cas particulier.

Faisons ressortir par un simple exemple la délimitation qui vient d'être exposée.

Les premiers actes de l'alimentation sont 1° la préhension des aliments et la mastication; 2° la formation et la propulsion du bol; 3° la déglutition proprement dite. Chez le lapin auquel le manteau cérébral tout entier est extirpé l'acte 1 et 3 s'achèvent avec la régularité qu'y mettrait une machine, dès qu'on fait agir un excitant correspondant sur les régions indiquées; mais l'acte 2 fait toujours défaut. Si on introduit dans le vide existant entre les incisives et les molaires un morceau de la tige d'une feuille de chou, l'animal mord, mâchonne et divise ce morceau d'une manière assez convenable. Mais la masse ainsi mastiquée ne sert pas à former un bol; elle reste plutôt éparpillée sans ordre dans la partie antérieure de la gueule d'où elle tombe peu à peu au dehors. Si l'on glisse une tige de feuille dans les parties postérieures de la gueule, chaque fois qu'on touche les arcs palatins ou la paroi pharyngienne postérieure, on provoque un mouvement de déglutition. Mordre, mastiquer et déglutir sont pour l'animal des réflexes purs, établis par le mésocéphale, tandis que la formation et la propulsion du bol alimentaire se trouvent sous le contrôle du manteau cérébral. Il doit paraitre utile que, chez un animal dans la vie duquel la préhension d'aliments joue un rôle aussi prédominant, une grande partie des mouvements de mastication s'achèvent à l'aide d'un appareil aussi simple que possible. Toutefois l'animal serait exposé à de grands dangers si au moins un article, dans la chaine des processus de l'ingestion des aliments, n'était soumis au contrôle de l'expérience individuelle. Comme l'acte 2 dépend du manteau cérébral, nous supposons qu'il constitue cet article, et nous pouvons, par une analogie justifiée, le considérer comme volontaire, quoique ici, comme dans beaucoup d'autres cas, nous ne sachions rien de positif sur le caractère vraiment volontaire du phénomène. On a pu démontrer, en outre, que l'ablation de tout le manteau cérébral n'est pas nécessaire pour faire disparaître la seconde

partie de l'acte de la mastication, mais qu'il suffit d'enlever une région déterminée de l'écorce cérébrale. Or, cette région est précisément la même que la partie corticale dont l'intégrité est nécessaire pour que l'animal réagisse contre les substances sapides. Par conséquent, la partie de l'acte de la mastication qu'on désigne comme volontaire est influencée au moins par deux sens, le toucher et le goût, tandis que pour les réflexes purs du mésocéphale les impressions tactiles suffisent.

CHAPITRE V.

PHYSIOLOGIE SPÉCIALE DES NERFS.

Sur leur parcours depuis l'organe nerveux central, à travers l'encéphale, la moelle épinière et les ganglions spinaux, jusqu'à leurs appareils terminaux périphériques, les fibres nerveuses se groupent en *troncs nerveux;* selon que ceux-ci prennent leur origine du cerveau ou de la moelle épinière, on les distingue en *nerfs cérébraux* et en *nerfs spinaux*. On distingue aussi les nerfs qui servent aux appareils de mouvements et des sens, nerfs *somatiques*, et ceux destinés aux viscères, nerfs *viscéraux*. Ces derniers traversent sur leur parcours, depuis le centre nerveux jusqu'aux viscères, des amas spéciaux de cellules ganglionnaires, avec lesquels ils forment le système nerveux sympathique. Jadis on opposait celui-ci comme un système nerveux spécial au système nerveux central. Mais actuellement il est prouvé incontestablement que dans une large mesure le système nerveux sympathique dépend du système nerveux central.

Les troncs des *nerfs spinaux* se constituent par la réunion des racines antérieures et postérieures, immédiatement en dehors des ganglions spinaux. Bientôt après, ils se divisent en différentes branches dont les unes s'infléchissent dans la direction dorsale, les autres dans la direction ventrale. On reconnaît encore la composition de ces branches aux dépens de racines dorsales sensitives et de racines ventrales motrices ; en effet, les branches dorsales sont surtout sensitives dans leur partie médiane, surtout motrices dans leur partie latérale, tandis que les branches ventrales sont surtout motrices dans leur partie médiane, surtout sensitives dans leur partie latérale. Non loin de la moelle épinière les branches dérivées des troncs nerveux primaires forment, spécialement au niveau des

nerfs destinés aux extrémités, des dispositifs particuliers qu'on appelle *plexus nerveux* ; ceux-ci consistent en ce que plusieurs rameaux nerveux se réunissent les uns aux autres, parcourent ensemble un trajet plus ou moins long pendant lequel ils échangent en partie leurs fibres, puis se séparent de nouveau pour présenter peut-être plus loin de nouvelles conjugaisons. La véritable signification de cet échange de fibres qui s'opère dans le plexus nerveux doit sans doute être recherchée dans le fait que les catégories de fibres, qu'un rameau nerveux déterminé doit contenir, prendront généralement leur origine d'un grand nombre de racines nerveuses, et que ces dernières, de leur côté, auront encore à fournir des fibres à d'autres rameaux nerveux. Ces plexus nerveux ne renferment point de cellules ganglionnaires ; du reste, c'est une règle presque sans exception, que les fibres nerveuses somatiques, contrairement aux fibres viscérales, ne sont pas interrompues par des cellules nerveuses depuis leur départ de l'organe central jusqu'à leur lieu de destination périphérique.

Nous avons exposé déjà les relations que présentent diverses racines de la moelle épinière avec une seule et même unité musculaire ; des considérations identiques s'appliquent aux relations qui existent entre les racines postérieures et les surfaces sensibles de la peau. Chaque région cutanée envoie généralement des excitations sensitives au centre par la voie de plusieurs racines spinales voisines. Un fait remarquable, et encore incomplètement expliqué, a été observé par les chirurgiens ; il consiste en ceci : la section d'un nerf, qui semble fournir tout seul des fibres sensitives à une région déterminée de la peau, établit une anesthésie immédiate ; mais la sensibilité peut réapparaître déjà au bout de quelques heures, et, en tout cas, après un temps beaucoup trop court pour que la réunion du nerf sectionné ait pu se faire. Dans l'explication de ce fait d'observation, il faut tenir compte de la donnée anatomique d'après laquelle les troncs nerveux de la peau forment des plexus. Du reste, les segments de ce plexus présentent parfois un phénomène, qui rappelle celui de la sensibilité récurrente des racines médullaires antérieures ; ainsi l'excitation d'un bout nerveux, qui semble exclusivement dirigé vers la périphérie, peut fréquemment déterminer des sensations.

L'anatomie compte douze nerfs cérébraux, quoique deux d'entre eux (I et II) doivent plutôt être considérés comme des parties du cerveau, et qu'un autre appartienne au cerveau seulement par une portion de ses fibres d'origine (XI). Les fonctions auxquelles servent les nerfs cérébraux sont : *a)* perception des sens élevés (nerfs sensoriels) ; *b)* mouvement musculaire volontaire (nerfs moteurs) ; *c)* sensibilité dans le sens étroit du mot et conduction centripète réflexe (nerfs sensitifs) ; *d)* innervation des vaisseaux et des viscères (nerfs viscéraux).

a) Le nerf nommé *olfactif* est le seul qui soit exclusivement sensoriel. Un nerf olfactif proprement dit n'existe évidemment pas chez l'homme, puisque le tractus et le bulbe olfactifs doivent être considérés comme une partie du cerveau, le lobe olfactif. On doit plutôt considérer comme nerf olfactif l'ensemble des filets nerveux qui partent du bulbe olfactif et se dirigent, à travers la lame criblée, vers la muqueuse olfactive. La région olfactive, qui renferme les terminaisons de ces filets et qui reçoit les impressions odorantes, est constituée par cette partie de la muqueuse nasale qui occupe la partie supérieure de la cloison du nez, ainsi que par les surfaces directement opposées des cornets supérieur et moyen.

De même, le *nerf optique* n'est pas un nerf dans le sens habituel du mot ; il constitue plutôt une voie de conduction intracentrale qui relie la rétine avec les centres de la couche optique, du pulvinar, des tubercules quadrijumeaux et des corps genouillés ; la rétine dérive de la vésicule oculaire primaire, formée elle-même par la vésicule cérébrale antérieure, et doit être considérée comme une partie du cerveau. Ce prétendu deuxième nerf cérébral a comme fonction principale d'établir la perception visuelle ; mais on ne doit point oublier qu'il renferme encore, à côté des fibres sensorielles, d'autres fibres qui influencent, par voie réflexe, les mouvements de l'iris ainsi que l'appareil d'accommodation et de fixation.

Le huitième nerf cérébral, le *nerf acoustique*, est considéré fréquemment comme un nerf purement sensoriel ; toutefois ses relations avec la perception auditive ne sont bien établies que pour la partie de ses fibres dont la ramification terminale se trouve dans la lame spirale du limaçon et dont l'ensemble constitue le nerf cochléaire. La fonction des fibres qui se terminent dans le saccule, l'utricule et les ampoules, reste encore discutée. On a supposé que les troncs nerveux du saccule et de l'utricule servent à la perception des bruits ; mais une analyse exacte des impressions désignées comme bruit fait admettre qu'elles doivent être rangées parmi les impressions de ton et de son, que l'organe de Corti, logé dans le limaçon, sert à transmettre.

En se basant sur des faits importants fournis par l'expérience, on a formulé des rapports entre les nerfs ampullaires et le sens de l'équilibre. Les excitants adéquats des terminaisons de ces nerfs seraient les changements de pression et les déplacements que subit l'endolymphe des canaux semi-circulaires par suite des mouvements de la tête. L'excitation de ces nerfs ne serait pas accompagnée d'impressions sensitives nettement définies pour la conscience ; mais leur ensemble, combiné avec d'autres excitations venant de la périphérie, provoquerait plutôt

la représentation du mouvement, de la position et de l'attitude du corps dans l'espace ; sans qu'elle doive franchir le seuil de la conscience, cette représentation pourrait déterminer une innervation musculaire coordonnée, qui serait appropriée à la conservation de l'équilibre du corps et à une locomotion utile. Or, il est établi, d'une manière incontestable, que des excitations portées sur les nerfs ampullaires engendrent des troubles dans l'équilibre et dans la coordination motrice. On peut, chez les oiseaux, spécialement chez les pigeons, mettre à nu et ouvrir les canaux osseux semi-circulaires sans produire d'autres lésions importantes ; si l'on pratique cette opération, par exemple pour l'un des canaux semi-circulaires horizontaux, et si l'on introduit dans le canal semi-circulaire membraneux, après son ouverture, un tube capillaire finement étiré, on observe que le pigeon exécute, au moment où l'endolymphe est aspirée par l'attraction capillaire, un mouvement brusque autour d'un axe vertical. La même expérience, répétée sur le canal transversal vertical qui est le plus immédiatement accessible, détermine une rotation rapide de la tête autour d'un axe qui est vertical par rapport au plan de ce canal semi-circulaire (soit autour d'un axe situé dans la direction du bec). Le mouvement, imprimé dans ces expériences par l'attraction capillaire à l'endolymphe, doit fléchir les cils appelés auditifs qui garnissent la crête acoustique de l'ampoule correspondante au canal semi-circulaire en question ; la rotation de la tête, provoquée ainsi, reconnaît le même mécanisme que celle qui serait provoquée, à la suite d'un mouvement de liquide, par les cils auditifs, dans le cas où la rotation surviendrait primairement, les canaux semi-circulaires étant intacts. Ce rapport régulier de la disposition des canaux semi-circulaires dans l'espace avec la direction de la rotation de la tête, qui survient à la suite d'un mouvement de liquide déterminé expérimentalement, rend très probable l'opinion que l'appareil des canaux semi-circulaires, avec les nerfs ampullaires, intervient pour la conservation de l'équilibre du corps. La même conclusion appliquée à l'appareil des otolithes et de ses nerfs vestibulaires découle d'expériences de physiologie comparée instituées sur des animaux inférieurs.

Le neuvième nerf cérébral, le *nerf glosso-pharyngien*, constitue le dernier nerf sensoriel ; il sert à la perception gustative, mais il renferme en outre un grand nombre de fibres ayant d'autres fonctions, soit motrices, soit sensitives, soit viscérales. On discute encore sur le point de savoir si les fibres nerveuses qui transmettent l'impression du goût arrivent exclusivement dans le cerveau par les racines du glosso-pharyngien. Tout le monde admet, parce que des préparations anatomiques le prouvent directement, que telle est la voie des

fibres gustatives qui dérivent de l'organe gustatif par excellence, c'est-à-dire des papillæ circumvallatæ et des papillæ foliatæ. Mais chez beaucoup d'individus, — quoique non chez tous, paraît-il, — la muqueuse du voile et des piliers palatins, innervée également par le glosso-pharyngien, fournit aussi l'impression gustative. En outre, la partie antérieure de la langue sert au sens du goût ; or ici, la muqueuse est innervée certainement par le nerf lingual, et non par le glosso-pharyngien. Les observations pathologiques prouvent que les fibres gustatives, qui interviennent dans ce dernier cas, sont amenées à cette branche du trijumeau (le lingual) par la corde du tympan. Mais les opinions diffèrent en ce qui concerne la voie suivie par les fibres gustatives de la corde jusque dans le centre. Probablement l'hypothèse la plus simple, admettant que parmi toutes les racines des nerfs cérébraux celle du glosso-pharyngien seule renferme des fibres gustatives, correspond à la vérité ; le chemin parcouru par les fibres gustatives de la corde serait donc : ganglion otique, petit nerf pétreux superficiel, plexus tympanique, ganglion pétreux, nerf glosso-pharyngien.

b) Parmi les racines des nerfs cérébraux la quatrième et la sixième, ainsi que la racine antérieure du cinquième, sont seules *exclusivement motrices*. De ces nerfs cérébraux purement moteurs le quatrième innerve exclusivement le muscle oblique supérieur (trochléaire), le sixième exclusivement le muscle droit externe (abducteur). Le troisième nerf cérébral, le nerf oculo-moteur, est aussi essentiellement moteur ; sa racine renferme les fibres nerveuses motrices du muscle palpébral supérieur, des muscles droit interne, supérieur et inférieur et du muscle petit oblique, mais elle contient, en outre, des fibres viscérales (iris). Tous les nerfs musculaires de l'œil reçoivent, pendant leur trajet, des fibres sensitives du trijumeau.

La racine antérieure purement motrice du trijumeau innerve les muscles de la mastication, c'est-à-dire le masseter, les ptérygoïdiens interne et externe ; puis encore le muscle hyoïdien et le ventre antérieur du digastrique, et enfin le muscle tenseur du voile du palais et le muscle tenseur du tympan.

La racine du septième nerf cérébral, le *facial*, est principalement motrice ; ce nerf fournit les fibres motrices de tous les muscles de la mimique du visage, du muscle stylo-hyoïdien, du ventre postérieur du muscle digastrique et du muscle peaucier. L'innervation motrice de l'élévateur palatin et de l'azygos uvulae est assurée, en partie par les fibres du vague (rameau pharyngien), en partie par des fibres propres du facial qui arrivent aux muscles en question par la voie du grand pétreux superficiel, par l'intermédiaire du ganglion sphéno-palatin et de son nerf palatin postérieur. Le nerf facial innerve également

le muscle de l'étrier. Enfin il renferme, dès son origine, des fibres viscérales (corde du tympan) et reçoit durant son parcours de nombreuses fibres sensitives du trijumeau.

Parmi les fibres motrices que renferment les ramifications du douzième nerf cérébral, le *grand hypoglosse*, il n'y a que celles des muscles de la langue, du stylo-glosse, de l'hyo-glosse, du génio-glosse (génio-hyoïdien?) et du lingual qui existent déjà dans ses racines. Ce nerf ne participe qu'en apparence à la formation de l'anse cervicale profonde. Les muscles que celle-ci innerve, les sterno-hyoïdien, sterno-thyroïdien, omo-hyoïdien, ainsi que les thyro-hyoïdien et génio-hyoïdien innervés par les filets nerveux de même nom provenant de l'anse de l'hypoglosse, reçoivent leurs fibres motrices par l'intermédiaire des racines antérieures des trois nerfs cervicaux supérieurs. On ne sait pas encore si quelques-unes des fibres sensitives viscérales, que renferme le nerf hypoglosse dans son trajet périphérique, se trouvent déjà dans ses branches radiculaires ; c'est toutefois peu probable, vu le grand nombre d'anastomoses qu'il présente avec d'autres nerfs (ganglion cervical supérieur, plexus nodosus du vague, rameau lingual du vague, nerf lingual du trijumeau, nerfs cervicaux I — III, sympathique), et vu le gros calibre des fibres exclusivement myéliniques dont se compose la racine de l'hypoglosse. Il est donc à supposer que le nerf hypoglosse à son origine est un nerf exclusivement moteur destiné aux muscles propres de la langue.

En se basant sur des données expérimentales, on prétend que la racine du neuvième nerf cérébral, le glosso-pharyngien, renferme déjà les fibres motrices qu'il fournit au muscle stylo-pharyngien (par le rameau nerveux du même nom) et au muscle constricteur moyen du pharynx (par l'intermédiaire du plexus pharyngien formé par le glosso-pharyngien, le vague et l'accessoire). Le même nerf glosso-pharyngien régirait encore le muscle glosso-palatin, et on a supposé que ce muscle reçoit ses fibres par la voie du rameau communiquant des nerfs facial et glosso-pharyngien.

L'innervation motrice du pharynx est faite en partie, et celle du larynx en totalité, par le dixième nerf cérébral, le nerf vague, et par la partie cérébrale du prétendu onzième nerf cérébral, le nerf accessoire ; il est difficile de délimiter la part qui revient à chacun de ces nerfs. Le muscle palato-pharyngien, les constricteurs supérieur et inférieur sont innervés par le nerf facial, mais aussi par le nerf vague, peut-être même par l'accessoire. Les muscles laryngiens reçoivent évidemment leurs fibres motrices par la voie du nerf vague, et, immédiatement, des rameaux laryngés supérieur et inférieur ; mais on ne peut

encore dire dans quelle mesure ces fibres proviennent, ou de la racine du nerf vague, ou de celle du nerf accessoire, ou bien de toutes les deux. Les racines cervicales du nerf accessoire sont considérées comme purement motrices; en tout cas elles renferment les fibres nerveuses par lesquelles le rameau externe de l'accessoire participe à l'innervation des muscles sterno-cleïdo-mastoïdien et trapèze.

c) Dans la catégorie des *fibres nerveuses sensitives*, il faut comprendre, non seulement les fibres qui transmettent les impressions conscientes du toucher, de la température et de la douleur, mais encore les fibres qui déterminent, indépendamment de l'impression consciente, des réflexes coordonnés, ou qui interviennent, par une action inhibitive, dans l'évolution de mouvements coordonnés.

Parmi les nerfs cérébraux il n'y a que le trijumeau et le vague qui renferment, dès leur origine, des fibres sensitives dans le sens étroit du mot; le premier surtout contient, de loin, la plus grande partie des fibres sensitives cérébrales. Le domaine d'innervation du glosso-pharyngien comprend, il est vrai, la muqueuse sensible des amygdales, de l'arc palatin et du pharynx, d'une part, de la cavité tympanique, des trompes d'Eustache et des cellules mastoïdiennes, d'autre part. Mais les ramifications terminales du trijumeau contribuent également à innerver les muqueuses du premier groupe, et les muqueuses signalées en second lieu sont innervées seulement par le nerf tympanique, provenant du ganglion pétreux du glosso-pharyngien, après que ce nerf a reçu des anastomoses du trijumeau par l'intermédiaire du ganglion otique et du petit nerf pétreux superficiel. On peut donc douter que le glosso-pharyngien transmette des impressions autres que les impressions gustatives qui lui sont propres.

Le trijumeau fournit les fibres sensitives, d'abord à la peau de la tête et du visage jusqu'au niveau d'une ligne qui descend en arrière du sommet de la tête vers le pavillon de l'oreille, coupe celui-ci sur sa face latérale entre l'anthélix et l'antitragus, et descend ensuite le long de la branche verticale et de la branche horizontale du maxillaire inférieur. Le trijumeau fournit, en second lieu, les fibres sensitives de la conjonctive palpébrale et oculaire et de la cornée; en troisième lieu, il donne l'innervation sensitive aux muqueuses du nez et des cavités accessoires, à la cavité buccale, à la voûte palatine, au voile palatin et à la langue, au pharynx (probablement aussi aux amygdales et aux piliers palatins, à la cavité tympanique, à la trompe d'Eustache et aux cellules du processus mastoïdien); en quatrième lieu, à la pulpe dentaire; cinquièmement, à une partie de la dure-mère (la tente); sixièmement, aux muscles de l'œil et du visage.

Les parties qui sont redevables de leur sensibilité aux terminaisons du nerf vague sont, d'abord une partie de la dure-mère (région du lobe sigmoïde) ainsi que les sinus transverse et occipital ; en second lieu, le conduit anditif externe ; en troisième lieu, le larynx et la trachée, l'œsophage et l'estomac, peut-être même le foie, le pancréas et la rate.

On doit encore considérer comme fibres sensitives, dans le sens large du mot, les fibres du nerf optique qui, à la suite d'une excitation de la rétine, déterminent des mouvements réflexes de l'iris ou de l'appareil d'accomodation et de fixation, et cela indépendamment des impressions optiques conscientes.

Parmi les réflexes que provoquent des excitations transmises au cerveau par les voies du trijumeau, il faut signaler d'abord le clignement des paupières et la sécrétion lacrymale ; le point de départ de ces réflexes se trouve dans la conjonctive et dans la cornée. En second lieu, il faut signaler l'éternuement, l'arrêt de l'inspiration et le ralentissement du pouls qui prennent leur origine dans une excitation de la muqueuse nasale ; en troisième lieu, la sécrétion des glandes salivaires et stomacales survenant à la suite de certaines excitations de la langue et de la muqueuse buccale ; en quatrième lieu, la déglutition, la vomiturition ou le vomissement dont le réflexe débute dans le pharynx.

Les fibres centripètes du *nerf vague*, qui participent à la régularisation réflexe des fonctions végétatives les plus essentielles, jouent un rôle important et multiple dans l'économie normale de l'organisme. Elles déterminent d'abord le ralentissement des contractions cardiaques et l'abaissement de la pression sanguine (par une dilatation des vaisseaux de la peau et de l'abdomen). Le point de départ de ce réflexe se trouve dans le cœur, et les fibres centripètes qui le transmettent se présentent chez le lapin, à partir du plexus cardiaque jusqu'au nerf laryngé supérieur, sous forme d'un nerf propre, le nerf dépresseur. Il est probable que les terminaisons périphériques de ces fibres sont excitées quand la paroi cardiaque se trouve soumise à une pression plus élevée. Un deuxième réflexe, qui part du poumon, nous est donné dans l'accélération du pouls ; les terminaisons dans les poumons des fibres nerveuses en question sont excitées par l'extension du tissu pulmonaire. Un troisième réflexe consiste dans l'arrêt de l'inspiration et l'incitation à une expiration active survenant au cours de la dilatation inspiratoire des poumons. Quatrièmement, l'arrêt de l'expiration active et l'incitation à une inspiration profonde pendant le collapsus pulmonaire. Cinquièmement, la toux qui survient lorsque les terminaisons nerveuses du vague dans la muqueuse du larynx et dans la partie supérieure de la trachée sont excitées. Sixièmement, la sécrétion des glandes salivaires et

stomacales à la suite d'excitations portant sur les terminaisons du vague dans l'estomac. Si l'excitation atteint dans ce dernier cas un haut degré d'intensité il survient du vomissement. Les fibres du vague peuvent encore provoquer le vomissement par une autre voie, notamment par l'excitation du conduit auditif externe, ce qui constitue un phénomène bien extraordinaire. Septièmement, des mouvements de déglutition peuvent être provoqués chez les animaux par l'excitation du bout central du laryngé supérieur.

Une action inhibitive réflexe de grande importance est attribuée aux fibres du glosso-pharyngien : l'excitation du bout central de ce nerf déterminerait chez le chien l'arrêt des mouvements de la déglutition.

d) Dans la catégorie des *fibres viscérales* on peut ranger toutes les fibres qui ont une fonction centrifuge, mais qui ne servent à aucun mouvement volontaire. Parmi elles nous trouvons, en premier lieu, les fibres qui influencent les mouvements du cœur, du tube digestif et des autres viscères, ou les fibres qui interviennent dans le maintien du tonus vasculaire et de la dilatation pupillaire ; en second lieu, les fibres dont dépend l'activité sécrétoire des cellules glandulaires, et en troisième lieu, des fibres (si celles-ci existent) qui agissent directement sur les échanges nutritifs, l'activité nutritive et formative des éléments tissulaires (fibres trophiques). Des fibres de la première catégorie sont contenues dans le vague cervical ; ainsi, les fibres modératrices et accélératrices du cœur, les fibres constrictives de l'œsophage, de l'estomac (cardia et pylore y compris) et de l'intestin, comme aussi des fibres présidant à une dilatation active du cardia ; ce dernier effet doit être attribué à une contraction des muscles longitudinaux de l'œsophage qui s'épanouissent dans la paroi stomacale.

Le tronc du nerf facial renferme des fibres vaso-constrictives pour les joues et les lèvres. L'expérience, instituée sur le chien, a montré que la racine du nerf facial contient des fibres vaso-dilatatrices pour les muqueuses des deux tiers antérieurs de la langue dorsale et ventrale, du plancher buccal, du frein lingual, de la surface interne des processus alvéolaires, du palais, du voile et des piliers palatins jusqu'aux amygdales. La rougeur de la langue est provoquée par l'intermédiaire de la corde du tympan dont l'excitation détermine aussi la vaso-dilatation de la glande sous-maxillaire. Il est douteux que les racines du glosso-pharyngien interviennent pour provoquer la rougeur du voile palatin. L'excitation centrifuge du nerf trijumeau en un point plus central que le ganglion de Gasser détermine la vaso-dilatation de la muqueuse des lèvres, des joues, de la gencive et du nez ; si l'excitation porte sur un point périphérique du ganglion, il survient en outre de la rougeur dans la conjonctive oculaire.

Le tronc du nerf hypoglosse renferme des fibres vaso-constrictives pour la langue.

Afin de s'orienter dans la question de savoir quelles sont les fibres qui préexistent dans les racines des nerfs cérébraux, on peut provisoirement adopter la division de ces fibres en deux groupes : le premier comprend les fibres modératrices, vaso-dilatatrices et mydriatiques, et il est plus que probable qu'elles prennent leur origine dans les racines des nerfs cérébraux eux-mêmes; les fibres du second groupe (fibres accélératrices, vaso-constrictives, dilatatrices de la pupille) proviennent probablement du sympathique qui les fournit aux différents troncs nerveux.

Des fibres sécrétoires sont renfermées dans les racines du trijumeau, du glosso-pharyngien, du vague et de l'accessoire. Le trijumeau, grâce à sa racine postérieure, innerve les glandes lacrymales par la voie de ses rameaux supérieur et moyen. Le nerf buccal, provenant du rameau inférieur du trijumeau, reçoit du glosso-pharyngien les fibres nerveuses par lesquelles il préside à la sécrétion des glandes molaires, labiales et buccales. Du glosso-pharyngien proviennent également, par la voie du petit nerf pétreux superficiel et du ganglion otique, les fibres sécrétoires fournies à la parotide par le nerf auriculo-temporal. L'influence qu'exerce le nerf lingual sur la sécrétion des glandes sous-maxillaires est imputable aux fibres qu'il reçoit du facial par la corde du tympan. Le tronc du glosso-pharyngien du lapin renferme des fibres dont l'excitation provoque la sécrétion des glandes acineuses situées entre les plis des papillæ foliatæ. Le vague et l'accessoire régissent la sécrétion gastrique.

On a prétendu que le trijumeau renferme des *fibres trophiques* pour la cornée, la conjonctive et la muqueuse buccale, comme aussi le vague en renfermerait pour les poumons et le cœur; mais les données des expériences qu'on invoquait sont susceptibles d'interprétations diverses parmi lesquelles on n'a pu jusqu'ici déterminer la vraie. La corde du tympan renferme des fibres qui possèdent une fonction très remarquable, incomplètement expliquée : à l'époque où les terminaisons nerveuses motrices sont en dégénérescence dans les muscles de la langue, par suite de la section de l'hypoglosse, l'excitation centrifuge de la corde détermine dans les muscles de la langue des mouvements particuliers à évolution lente. Il paraît que les terminaisons nerveuses motrices sont sensibles, pendant une certaine période de leur dégénerescence, à une augmentation du courant lymphatique interstitiel; cette augmentation de la sécrétion lymphatique qui provoque le mouvement de la langue pourrait être déterminée par l'excitation de la corde. Que les fibres de la corde du tympan

agissent par leur fonction vaso-dilatatrice, ou bien qu'elles influencent les mouvements lymphatiques par une action directe exercée sur les éléments cellulaires des tissus, c'est une question en litige.

On appelle *sympathique*, ou mieux *système nerveux sympathique*, les plexus nerveux et les amas ganglionnaires que traversent la plupart des nerfs viscéraux, à partir de leur origine dans le tube médullaire central jusqu'à leurs terminaisons périphériques dans les viscères du corps. Il n'est point de cellules ganglionnaires intercalées sur le parcours des nerfs somatiques, c'est-à-dire, des nerfs qui président aux mouvements du squelette et à la sensibilité des surfaces des sens entre l'axe cérébro-spinal avec les ganglions spinaux d'une part, l'appareil périphérique d'autre part. Mais il en est tout autrement pour les nerfs viscéraux; aussi ce qu'il y a de caractéristique pour les fibres nerveuses qui se dirigent vers les vaisseaux sanguins, le cœur, le tube digestif, l'arbre respiratoire, le foie, la rate et les reins, l'utérus, la vessie, l'iris, c'est que des cellules nerveuses sont intercalées sur leur parcours, cellules qui, d'après leur position, leur mode d'agrégation, leur structure, doivent être considérées comme n'appartenant pas au système nerveux central.

Il y a surtout deux catégories d'amas ganglionnaires sympathiques. Ceux de la première catégorie sont situés symétriquement, de chaque côté de la colonne vertébrale, et chaque paire de ces ganglions correspond généralement à un métamère du corps. Ce sont les ganglions sympathiques, reliés entre eux par le cordon appelé sympathique. Ces derniers ganglions, nommés encore latéraux, peuvent être opposés aux amas ganglionnaires collatéraux ou distaux de la seconde catégorie ; ceux-ci sont situés, tantôt dans le voisinage des viscères auxquels leurs fibres sont destinées (ganglions coeliaques, ganglions du plexus hypogastrique), tantôt à l'intérieur de ces viscères mêmes (ganglions cardiaques, plexus d'Auerbach et de Meissner, ganglions du cardia, ganglions de l'utérus et de la vessie).

Les cellules nerveuses des ganglions sympathiques sont multipolaires chez l'homme et les vertébrés supérieurs ; elles sont entourées d'une gaîne qui se continue, comme gaîne de Schwann, sur leurs prolongements très variables en nombre.

Les fibres qui se dirigent du système nerveux cérébro-spinal vers les cellules sympathiques sont des fibres myéliniques de moyen et de petit calibre ; vis-à-vis des cellules nerveuses sympathiques elles se comportent probablement comme les prolongements cylindre-axiles de Deiters vis-à-vis des cellules correspondantes; il est difficile de décider jusqu'à quel point les autres prolongements

cellulaires, en devenant des fibres nerveuses, s'entourent d'une gaîne de myéline ; on prétend que la plupart des fibres qui se dirigent vers la périphérie ne prennent pas de gaine médullaire. Ces fibres qui possèdent, en tout cas, un calibre très petit sont décrites comme fibres amyéliniques. A partir de la dernière station cellulaire sympathique et allant vers la périphérie, toute fibre nerveuse deviendrait amyélinique ; au-delà de chaque station cellulaire, le nombre des fibres myéliniques renfermées dans un tronc sympathique diminuerait, tandis que le nombre des fibres amyéliniques augmenterait dans une proportion beaucoup plus considérable. Par conséquent les fibres nerveuses provenant de l'axe cérébro-spinal devraient perdre leur manteau de myéline (ou, du moins, leur calibre devrait diminuer très considérablement) en passant par des cellules nerveuses sympathiques, en même temps qu'elles se divisent en un plus grand nombre de voies de transmission.

Pour ce qui concerne leur relation avec les amas ganglionnaires sympathiques, les fibres nerveuses viscérales se diviseraient en deux groupes dont les fonctions respectives présenteraient une certaine opposition. Ainsi les fibres nerveuses qui président à la vaso-constriction, à l'accélération du cœur et à la contraction des muscles circulaires des organes creux (intestin, vessie, utérus), présenteraient des relations étroites avec le système des ganglions latéraux (ganglions du cordon sympathique et du nerf vague) ; au contraire, les fibres du second groupe, qui déterminent la vaso-dilatation, l'arrêt du cœur et la contraction des muscles longitudinaux, seraient en rapport avec les ganglions collatéraux ou distaux.

Les fibres nerveuses viscérales, qui prennent leur origine dans l'axe cérébro-spinal, arrivent pour la plupart au système nerveux sympathique par la voie des rami communicantes. Ces derniers, qui contiennent surtout des fibres provenant des racines spinales antérieures, abandonnent les nerfs spinaux presque immédiatement après leur formation, et se dirigent en séries régulières vers les ganglions sympathiques appartenant au même métamère.

La plupart des fibres nerveuses, dont se composent ces rami communicantes, sont myéliniques ; les rares fibres amyéliniques qui s'y trouvent contenues n'ont pu être poursuivies que jusqu'à la gaîne de la dure-mère qui entoure les racines spinales ; par rapport aux cellules nerveuses des ganglions du cordon sympathique, elles paraissent donc avoir la valeur de fibres nerveuses périphériques (nerfs vasculaires de la dure-mère ?). Les fibres nerveuses de chacun de ces rami communicantes accompagnent le cordon du sympathique sur une étendue de plusieurs métamères, puis elles s'en détachent de diverses manières.

Une partie d'entre elles forment un système relativement régulier d'une seconde catégorie de rami communicantes; ceux-ci quittent de nouveau les ganglions sympathiques et atteignent dans une direction périphérique les troncs des nerfs spinaux. Il est difficile d'élucider le sort ultérieur de ces fibres nerveuses sympathiques, car elles se mélangent intimement avec les fibres nerveuses cérébro-spinales; on peut supposer qu'elles constituent les voies suivies par les nerfs vasculaires du tronc et des extrémités. D'autres fibres nerveuses sympathiques restent réunies, sur de longs trajets, en des troncs anatomiquement bien distincts; tels sont le sympathique cervical et les nerfs splanchniques.

Le sympathique cervical constitue, à proprement parler, la partie du cordon sympathique qui correspond aux métamères du cou; mais le nombre de ganglions est ici bien plus petit que celui des métamères. Chez l'homme il n'y a que le ganglion cervical supérieur qui constitue sûrement une formation anatomique absolument distincte. Le ganglion cervical inférieur est fusionné souvent avec le premier ganglion thoracique pour former le ganglion étoilé. Fréquemment, mais non toujours, on trouve encore un petit ganglion cervical moyen. La plupart des fibres du sympathique cervical proviennent du ganglion étoilé; toutefois chacun de ces ganglions présente encore des communications avec différents nerfs cervicaux.

L'excitation électrique du bout céphalique du sympathique cervical produit chez les animaux un rétrécissement des vaisseaux internes et externes de la tête (excepté les muqueuses buccale, labiale et gingivale, où survient de la rougeur), et de la dilatation pupillaire avec exophtalmos (par suite de la contraction du muscle orbitaire de Müller). Il est démontré que les fibres nerveuses du sympathique, qui déterminent ces effets complexes, proviennent de l'axe cérébro-spinal. Toutefois ce dernier ne renferme pas un centre unique dont l'excitation entraîne nécessairement le complexus symptomatique décrit ci-dessus. Au cours normal des choses, les combinaisons les plus diverses peuvent plutôt se présenter : ainsi la dilatation pupillaire avec rougeur de la conjonctive, ou la dilatation des vaisseaux cérébraux avec pâleur de la face. L'excitation du sympathique cervical possède encore une influence spéciale sur la sécrétion salivaire; nous en parlerons plus tard avec détails; disons seulement ici qu'elle ne s'exerce pas seulement par l'intermédiaire de la vaso-constriction, mais qu'elle semble, en outre, s'établir par une action directe des nerfs sur les cellules sécrétoires. Après la section unilatérale du sympathique cervical chez le lapin, on observe que l'oreille correspondante devient sensiblement plus rouge et plus chaude, que la pupille est légèrement plus rétrécie de ce côté, en même temps que la conjonctive se trouve congestionnée.

Le rameau cardiaque supérieur dérive de l'extrémité distale du ganglion cervical supérieur; le rameau cardiaque inférieur provient du ganglion étoilé; avec les rameaux nerveux du nerf vague, ils forment le plexus cardiaque. Chez l'animal, l'excitation électrique des *fibres pneumogastriques* qui pénètrent dans ce plexus cardiaque est suivie sûrement d'un ralentissement de la contraction cardiaque pouvant aller jusqu'à l'arrêt diastolique; au contraire, l'excitation électrique du rameau cardiaque inférieur du sympathique détermine tout aussi sûrement l'accélération de la contraction cardiaque. On connaît bien aussi l'origine des fibres qui constituent ce rameau cardiaque inférieur : elles proviennent de la moelle dorsale et arrivent au cordon du sympathique par l'intermédiaire des cinq ou six rami communicantes thoraciques supérieurs.

Le nerf grand splanchnique possède une coloration nettement blanche dont il est redevable à sa richesse en fibres nerveuses myéliniques. Celles-ci y sont amenées directement de la moelle épinière par les rami communicantes, depuis le quatrième jusqu'au neuvième nerf dorsal; arrivées au cordon sympathique elles se dirigent le long du côté médian des ganglions sous forme de faisceaux isolés, et, après un trajet plus ou moins long, elles abandonnent le cordon sympathique par l'une ou l'autre des racines du splanchnique. Ainsi le cordon sympathique est formé au niveau de l'origine du splanchnique par la chaîne des ganglions que réunissent les commissures longitudinales (portion blanc grisâtre), puis par un cordon blanc situé du côté médian et qui passe devant les ganglions. Le petit nerf splanchnique se forme d'ordinaire par deux racines qui proviennent du cordon sympathique au niveau des deux derniers ganglions dorsaux.

De part et d'autre les splanchniques se réunissent avec des rameaux pneumogastriques et forment le plexus solaire qui est extraordinairement riche en cellules ganglionnaires; la masse ganglionnaire la plus volumineuse de ce plexus est représentée par le ganglion coeliaque, qui entoure l'origine de l'artère coeliaque et de l'artère mésentérique supérieure. Le ganglion coeliaque émet des rameaux nombreux qui se dirigent vers l'estomac, l'intestin, le foie, le pancréas, la rate et les reins. Parmi ces rameaux se trouve le plexus mésentérique supérieur qui accompagne l'artère mésentérique, ainsi que ses ramifications, et qui reçoit encore pendant son parcours des fibres pneumogastriques; ce plexus innerve le pancréas, le duodénum, le jéjunum, le cœcum, le colon ascendant et le colon transverse. Arrivés au bord mésentérique de l'intestin les nerfs s'étendent d'abord sous la séreuse en y formant des anastomoses plexiformes, puis pénètrent dans le plexus myentérique externe (Auerbach), et de là arrivent au plexus myentérique interne (Meissner). Les fibres nerveuses

qui partent des cellules de ces plexus suivant une direction périphérique entrent certainement en communication avec les fibres musculaires de la paroi intestinale. On connaît peu les fibres centripètes de cette région.

En partant du bord inférieur du ganglion coeliaque se développe le double plexus aortique abdominal qui accompagne de part et d'autre l'aorte abdominale et reçoit des fibres du cordon sympathique lombaire. Les deux cordons de ce plexus envoient un certain nombre de nerfs à l'origine de l'artère mésentérique inférieure ; ces nerfs passent d'abord par le glanglion mésentérique inférieur, puis forment le plexus mésentérique inférieur qui accompagne les ramifications de l'artère de même nom et va innerver le colon descendant, l'S iliaque et la partie supérieure du rectum ; ils se comportent d'une manière analogue aux fibres du plexus mésentérique supérieur.

A partir du point de bifurcation de l'aorte abdominale le plexus abdominal devient impair et s'étend, comme plexus hypogastrique supérieur, jusqu'au niveau du promontoire ; à son entrée dans le petit bassin, il se divise de nouveau pour former le plexus hypogastrique inférieur ; pendant son trajet jusqu'au plancher du bassin, il reçoit un grand nombre de fibres de la partie sacrée du cordon sympathique, et au moins un nombre égal de fibres qui lui arrivent directement des nerfs spinaux sacrés.

Le plexus du plancher du bassin donne naissance aux nombreux filaments nerveux des viscères du bassin ; ces filaments sont donc composés de fibres nerveuses spinales et sympathiques ; ils forment des plexus plus petits qui accompagnent en partie les branches viscérales de l'artère hypogastrique et arrivent ainsi aux organes auxquels ils sont destinés. Deux de ces plexus sont communs à l'homme et à la femme, à savoir le plexus rectal et le plexus vésical ; entre ces deux plexus est interposé, chez l'homme, le plexus séminal et déférentiel qui se transforme, en bas et en avant, d'abord en plexus prostatique, puis en plexus caverneux, et qui présente, en outre, des communications avec le plexus vésical ; au lieu de ces plexus on trouve, chez la femme, le plexus utéro-vaginal, tandis que le plexus caverneux, moins développé, est fourni surtout par le plexus vésical. L'uretère est innervé principalement par le plexus hypogastrique inférieur qui lui envoie quelques filaments directs.

En ce qui concerne la fonction des fibres et cellules nerveuses des plexus des viscères de l'abdomen et du bassin, il est constaté, d'une part, que le système nerveux central exerce sur ces viscères une influence manifeste, mais, d'autre part, on ne peut nier non plus que les amas ganglionnaires sympathiques distaux possèdent une certaine indépendance. Il est incontestable que l'état

d'excitation de ces cellules nerveuses ne dépend pas seulement d'excitations qui leur sont amenées par des voies centrifuges, mais qu'il est influencé encore par la composition chimique et physique du milieu où les cellules se trouvent, ce que l'on exprime d'ordinaire en leur attribuant une activité automatique. On peut douter que ces cellules agissent comme appareils réflexes.

Les voies nerveuses centrifuges, qui aboutissent aux ganglions sympathiques distaux, paraissent présenter entre elles une certaine opposition fonctionnelle, selon qu'elles arrivent à leur destination par l'intermédiaire des ganglions et du cordon du sympathique, ou selon qu'elles suivent, en partant de l'axe cérébro-spinal, des chemins plus directs (vague, nerfs spinaux et sacrés). Depuis longtemps on s'est formé l'opinion que les nerfs splanchniques exercent une action inhibitive sur les mouvements péristaltiques de l'intestin, et que le nerf vague exerce une action accélératrice sur ces mêmes mouvements. Toutefois les expériences instituées à ce sujet par les expérimentateurs les plus habiles n'ont pas donné toujours des résultats incontestables. On réussit le plus souvent, au moins chez le lapin, à démontrer l'arrêt du mouvement péristaltique par l'excitation des splanchniques ; en même temps les intestins pâlissent. On a dit dans ces derniers temps qu'on réussit chez le chien à provoquer sûrement l'activité péristaltique de l'intestin grêle par l'excitation du nerf vague si l'on détruit auparavant certaines parties du cerveau ; aussi longtemps que celles-ci sont conservées, elles exerceraient une action inhibitive continue que l'excitation la plus forte du vague parviendrait rarement à surmonter. La destruction des parties cérébrales en question serait suivie également de la congestion de l'intestin.

Voici quelques données spéciales sur l'antagonisme en question : les nerfs érecteurs du chien, provenant du plexus sacré, renfermeraient des fibres motrices pour la couche musculaire longitudinale du rectum, tandis que les nerfs hypogastriques, dérivant du ganglion mésentérique inférieur, contiendraient des fibres motrices pour la couche musculaire circulaire et des fibres inhibitives pour la couche musculaire longitudinale. Au nerf splanchnique on attribue une action motrice sur la couche musculaire longitudinale de l'intestin grêle du chien, et une action inhibitive sur la couche musculaire circulaire, tandis que le nerf vague aurait une action antagoniste à ce double point de vue.

Parmi les fibres nerveuses centripètes du sympathique celles dont l'existence est le plus sûrement démontrée sont contenues dans le splanchnique ou ses ramifications dans les intestins ; en effet, leur excitation provoque l'arrêt réflexe du cœur.

CHAPITRE VI.

PHYSIOLOGIE DES SENS.

Les sens nous fournissent des matériaux pour le contenu de la conscience. La fonction complète d'un sens exige la participation de la conscience, quoique l'activité de diverses parties des organes des sens soit mise en jeu dans des réactions inconscientes, et quoique l'attention ne puisse jamais se fixer, lors de l'usage des sens, que sur une petite portion des impressions reçues.

L'élément du contenu de la conscience est la perception d'une modification spéciale de notre état intérieur. Ces modifications sont liées à des excitations qui arrivent, par des voies nerveuses centripètes, jusqu'à notre système nerveux central, et de là jusqu'à certaines parties de l'écorce cérébrale. Les terminaisons périphériques de la plupart des nerfs sensoriels sont disposées de telle manière qu'elles présentent une surface sur laquelle les modifications des milieux qui nous entourent peuvent agir. Les terminaisons nerveuses proprement dites des fibres sensorielles sont accompagnées dans les différentes surfaces sensorielles par divers appareils, qui ne sont pas nerveux, mais qui ne permettent qu'à certaines modifications extérieures d'agir sur les fibres nerveuses correspondantes et qui sont adaptés pour permettre la transformation de ces modifications en excitation nerveuse. C'est exclusivement par l'intermédiaire de telles surfaces que notre conscience peut ressentir les modifications rythmiques de l'éther qu'on appelle la lumière, les oscillations rythmiques de pression de l'air, qu'on appelle le son, et ainsi de suite. Les influences extérieures pour lesquelles une surface sensorielle est disposée de manière à les transmettre aux nerfs sensoriels, constituent l'*excitant adéquat* de cette surface sensorielle.

La délimitation du domaine respectif des différents sens prend son origine, d'une part, dans la connaissance de la différence des rapports que chacune des surfaces sensorielles affecte avec le monde extérieur, d'autre part, dans l'expérience de l'observation interne. Si nous scrutons les matériaux fournis à notre sensorium par les sens, nous trouvons des groupes d'états de notre conscience dont les membres se présentent directement comme connexes et se montrent nettement distincts des membres d'un autre groupe. Ces groupes correspondent à peu près à ce qu'on appelle dans la vie commune les cinq sens : la vue, l'ouïe, le goût, l'odorat et le toucher. La variété des impressions

sensorielles, qui se présentent différemment dans le domaine de chacun de ces sens, est encore très grande ; mais toutes les impressions visuelles possibles ont entre elles, déjà dans la conscience, un plus haut degré de ressemblance qu'avec les impressions auditives ou celles d'un autre sens. Cette conscience immédiate de la classification de toutes les perceptions sensorielles en cercles qualitatifs, est peut-être innée; mais elle est, dans tous les cas, soutenue par les constatations que nous faisons de la connexion des différents cercles qualitatifs avec les différentes surfaces sensorielles : les qualités de la perception optique ne se font généralement sentir que si les yeux sont ouverts, les perceptions de la qualité acoustique disparaissent lorsque nous fermons les oreilles, etc..

Une seconde cause de cette séparation réside dans l'expérience d'après laquelle il est à peine possible d'établir un rapport entre l'intensité de deux perceptions sensorielles isolées qui appartiennent à des cercles qualitatifs différents ; elles nous paraissent incommensurables. Deux perceptions auditives isolées peuvent être nettement distinctes par des hauteurs de ton différent, et malgré cela, nous sommes portés à juger lequel des deux tons est le plus sonore, c'est-à-dire quantitativement le plus intense. Au contraire, nous ne sommes jamais portés, par une tendance intérieure, à comparer, en ce qui regarde l'intensité, une impression auditive avec une impression visuelle; si pareil jugement était sollicité, nous serions généralement embarrassés de répondre.

Du reste, une comparaison exactement quantitative entre les différentes perceptions sensorielles est même impossible dans un même cercle qualitatif, et si une telle comparaison nous paraissait possible, il lui manquerait le contrôle exact de l'expérience. Si nous éclairons avec une intensité différente deux surfaces, de grandeur égale, par les rayons d'une même partie du spectre, nous pouvons, d'une part, nous prononcer sur la surface qui nous paraît la plus éclairée, et nous pouvons, d'autre part, comparer d'une manière objective et certaine les quantités d'énergie qui correspondent aux quantités de lumière frappant les deux surfaces. A l'aide de ce contrôle, on démontre que des différences très petites de clarté, dues à l'intensité d'éclairage des deux surfaces, sont encore reconnues exactement. Si on utilise pour l'éclairage de deux surfaces des parties différentes du spectre, on peut encore, il est vrai, indiquer les rapports exacts de l'énergie objective des lumières qui frappent les surfaces ; mais il est impossible d'indiquer la différence de perte d'énergie que les vibrations éthérées, de fréquence différente, pourraient subir depuis ces surfaces jusqu'à la rétine.

La nature des modifications extérieures qui constituent l'excitant adéquat

d'un domaine sensoriel est en rapport avec la position et la structure interne de la surface sensorielle elle-même ; nous connaissons partiellement ce rapport, et, en tout cas, il pourra, en principe, être connu ; mais comment l'excitation des fibres nerveuses qui proviennent d'une surface sensorielle se trouve liée à des perceptions sensorielles d'un cercle qualitatif déterminé, c'est un fait que nous devons prendre comme tel sans avoir la perspective de l'expliquer. On l'exprime en disant que l'*énergie spécifique* du nerf optique est de voir, que celle du nerf acoustique est d'entendre, etc..

L'excitation d'un nerf sensoriel déterminé provoque une perception sensorielle correspondante d'un cercle qualitatif déterminé, non seulement lorsque cette excitation a pris normalement naissance dans la surface sensorielle, mais aussi lorsque le nerf a été excité sur son parcours. Si on dirige subitement le regard vers le côté, on peut tirailler les nerfs optiques tellement que, exécutant ce mouvement dans une chambre obscure ou les yeux fermés, on provoque l'apparition, sous forme d'éclair, de deux anneaux lumineux. Fréquemment les personnes, à qui on avait extirpé sans narcose un œil, ont raconté que la section du nerf optique avait provoqué pour elles l'apparition d'une lueur intense qu'elles ont pu reconnaître quand elles n'étaient pas trop dominées durant l'opération par la douleur ou par l'émotion. Si on tétanise le tronc du nerf cubital dans le sillon cubital, ou bien si on le comprime, on détermine des impressions dans le domaine de sa distribution digitale, impressions qui ne sont pas identiques avec des impressions tactiles ou thermiques, mais qui toutefois sont plus comparables à celles-ci qu'à d'autres impressions sensorielles. Si l'on joint aux observations faites sur les surfaces sensorielles et sur les troncs des nerfs sensoriels la connaissance, obtenue anatomiquement et par l'expérience, d'après laquelle l'écorce cérébrale du lobe occipital est en rapport particulièrement intime avec le nerf optique et avec le sens visuel, et d'après laquelle l'écorce du lobe sphénoïdal est en rapport particulièrement intime avec le sens de l'ouïe, on en arrive à se représenter que les perceptions sensorielles, appartenant à un cercle qualitatif déterminé, naissent lorsqu'une excitation survient dans une partie déterminée de l'écorce cérébrale, et que cette excitation y est amenée d'ordinaire par la voie des nerfs sensoriels correspondants, après qu'elle a surgi dans la surface sensorielle périphérique correspondante sous l'influence de l'excitant adéquat. Nous percevons, à l'aide du sens de la vue, comme lumière les vibrations éthérées qui se produisent dans une certaine limite de fréquence. Nous expliquons ce fait de deux manières : premièrement, en disant que l'œil est disposé de telle sorte qu'il peut transformer

ces vibrations éthérées, et rien d'autre, en excitation pour les terminaisons du nerf optique du fond de l'œil, — secondement, en disant que l'excitation, née dans le nerf optique, est conduite par lui dans une partie déterminée de l'écorce cérébrale. Les mêmes suppositions sont applicables au sens de l'ouïe.

Mais on est allé plus au fond de la théorie des énergies spécifiques des sens en faisant, à propos de chaque fibre des troncs des nerfs sensoriels, des considérations identiques à celles faites à propos des troncs nerveux eux-mêmes. Comme élément nerveux d'un appareil sensoriel, on considère alors une fibre nerveuse sensorielle munie de ses terminaisons périphérique et centrale. L'excitation de cet élément s'accompagne d'une impression élémentaire spéciale appartenant au cercle qualitatif correspondant des perceptions sensorielles. Une fibre nerveuse appartenant, par exemple, au nerf acoustique, se termine périphériquement à un point déterminé de l'oreille interne, et centralement dans une cellule ganglionnaire déterminée du lobe sphénoïdal ; si cette cellule ganglionnaire entre en excitation, l'impression d'un ton déterminé se produit, par exemple du *c* ou *do* (128 vibrations). Dans l'audition ordinaire l'excitation est transmise à cette cellule ganglionnaire, à travers la fibre acoustique correspondante, par la terminaison périphérique. Cette terminaison est reliée dans l'oreille interne avec un appareil agissant mécaniquement qui se met à vibrer lorsque l'air, en contact avec la membrane du tympan, exécute 128 vibrations par seconde. L'excitant adéquat de cet élément sensoriel auditif est donc l'état vibratoire de l'air qui s'établit lorsqu'un diapason *do* vibre à portée de l'ouïe, et l'énergie spécifique de ce même élément sensoriel auditif est d'entendre le ton *do*.

Un avantage capital de cette représentation consiste en ce qu'elle permet de considérer le processus d'excitation de toutes les fibres nerveuses comme étant de même nature, se graduant seulement par la quantité ou l'intensité. La seule différence du substratum matériel, pour les impressions élémentaires de nature différente, consisterait exclusivement dans l'individualité de l'élément nerveux sensoriel. Dans le domaine de l'audition, on n'a pas encore tenté jusqu'ici d'abandonner cette représentation qui est la plus simple de toutes. Au contraire dans le domaine d'autres sens on a essayé, à différentes reprises, de mettre plus en harmonie avec nos connaissances certains phénomènes difficilement explicables, en supposant que le processus d'excitation de la fibre nerveuse peut présenter des différences qualitatives. A l'époque où la théorie des énergies spécifiques a pris naissance et s'est développée, tout appui objectif manquait à cette supposition ; depuis lors on a appris à connaître des phénomènes qui semblent indiquer que l'intensité de l'excitation des nerfs peut présenter des

variations dans le temps. En étudiant plus haut, sur les nerfs centripètes et centrifuges, la manière différente dont ils se comportent vis-à-vis d'un même agent excitant, nous avons été forcés d'admettre une telle variation.

En réalité, il faut aussi que l'intensité d'excitation de chaque fibre nerveuse motrice, pendant qu'elle transmet aux fibres musculaires correspondantes les impulsions pour un tétanos volontaire, soit dans un état d'oscillation rythmique ; quand cette intensité s'abaisse et s'élève, par exemple 8 ou 16 fois par seconde, elle peut le faire d'après des lois qui diffèrent entre elles comme les lois qui règlent l'intensité du courant dans un fil téléphonique, lorsque celui-ci transmet, entre la personne qui parle et celle qui écoute, des sons différents. On peut se servir de cette comparaison, même sachant que la conduction de l'excitation dans le nerf repose sur d'autres processus que la conduction d'électricité dans un fil métallique.

De même, une fibre du nerf acoustique qui transmet l'impression d'un ton, pourrait être le siège d'une excitation dont l'intensité oscillerait rythmiquement. Des considérations analogues s'appliqueraient aux autres nerfs sensoriels. Mais les rares indications que nous possédons sur ce point, et qui nous permettraient de dire que le rythme de l'oscillation d'excitation peut varier dans une fibre nerveuse, ne nous autorisent pas encore à admettre une multiplicité de variabilité telle qu'elle serait exigée, si les différences qualitatives de la sensation correspondaient à des différences dans la forme vibratoire de l'excitation ; même aujourd'hui, il nous manque donc une base objective suffisante pour faire abandonner la théorie des énergies spécifiques, et pour ne plus admettre que l'excitation d'une fibre sensorielle déterminée est liée à une sensation, dont la qualité est déterminée, une fois pour toutes, par la connexion centrale de cette fibre nerveuse, et dont la quantité dépend de l'intensité totale du processus d'excitation transmis.

Dans le cours normal des choses, il n'arrive jamais qu'une seule fibre sensorielle soit excitée isolément ; mais il se peut que les fibres excitées simultanément, non seulement appartiennent au même cercle qualitatif sensoriel, mais transmettent encore une sensation qualitativement la même. Abstraction faite des différences quantitatives, il peut exister encore une différence liée aux régions variables de la surface sensorielle d'où part l'excitation. C'est ce qu'on exprime en disant que les sensations sont distinctes entre elles par leur *signe local*. Une autre différence peut consister dans l'affection psychique qui accompagne la sensation. Il y a, en effet, des sensations qui ne procurent ni plaisir ni déplaisir, et il en est d'autres qui, non seulement, nous fournissent

les matériaux d'une orientation sans émotion dans le monde extérieur, mais qui éveillent aussitôt notre appétition ou notre aversion. Les attributs complets d'une sensation élémentaire sont donc : quantité ou intensité, qualité, signe local et rapport avec les sphères émotives. Chacune de nos perceptions sensorielles se forme d'un complexus de sensations élémentaires qui se distinguent les unes des autres par tous leurs attributs ou par quelques-uns d'entre eux, mais dont l'ensemble toutefois peut se présenter, en notre conscience non prévenue, comme une sorte d'unité. Dans la physiologie des sens, c'est une donnée importante, mais souvent difficile à résoudre, que celle de distinguer, dans les perceptions sensorielles en apparence uniques, les sensations élémentaires qui les composent.

De fait, les perceptions sensorielles nous renseignent seulement sur les modifications de nos propres surfaces sensorielles ; mais comme ces modifications sont provoquées, d'une manière régulière, par des objets extérieurs mis en état d'agir sur nos surfaces sensorielles par leurs différentes propriétés, nous rapportons généralement nos perceptions sensorielles aux propriétés des corps en dehors de nous ; nous les projetons à l'extérieur. La force de cette projection varie dans les différents domaines sensoriels : dans un jour clair, l'œil étant ouvert, toutes les perceptions optiques nous apparaissent irrésistiblement comme l'expression des propriétés d'objets en dehors de nous ; lors du toucher d'un corps chaud nous pouvons rester dans le doute sur le point de savoir si nous sentons la chaleur de notre propre peau ou celle d'un objet extérieur.

Quelque étendus que soient les moyens mis à notre disposition par les sens pour nous orienter exactement sur les états de notre propre corps et sur ses relations avec le monde extérieur, il n'en est pas moins vrai qu'il existe encore des lacunes à cet égard ; il y a dans le monde matériel des domaines entiers de manières d'être, avec leurs modifications, qui échappent à notre perception sensorielle immédiate ; ainsi, de toute la série des oscillations éthérées de fréquence différente, il n'en est qu'une fraction relativement petite qui soit directement perceptible à l'œil, et une autre fraction au sens thermique. Nous apprenons quelque chose sur la présence des autres oscillations éthérées seulement quand celles-ci, agissant sur des corps extérieurs, subissent une telle transformation que leur fréquence arrive dans la limite du visible, par exemple grâce à la fluorescence ; ou bien quand elles impriment à des corps extérieurs certaines modifications perceptibles, ainsi que le font dans la photographie les rayons ultra-violets.

Toucher.

La surface sensorielle qui nous transmet les perceptions appartenant au cercle qualitatif du toucher, présente une large étendue, puisqu'elle comprend la totalité de la peau et les parties visibles des muqueuses. Quoique d'une manière obscure, le toucher nous renseigne encore sur des modifications survenant dans nos organes internes. Du reste, les sensations de ce domaine se séparent en deux catégories qui sont entre elles dans une opposition frappante. Les unes se rapportent aux états de notre corps lui-même, moins aux états de chacune des parties qu'à l'état général : ce sont les sensations générales ; les autres servent à nous orienter sur les rapports de notre corps, et spécialement de chaque partie de sa surface, avec le monde extérieur : ce sont les sensations de pression et de température, qui, avec leurs qualités spécifiques, forment le sens de la pression et le sens de la température, et qui, munies de signe local, sont groupées dans le domaine du sens de la localisation. Les sens de la pression, de la température et de la localisation, combinés avec les sensations qui accompagnent les mouvements, mêmes de parties internes (articulations, tendons), fournissent les matériaux pour la fonction tactile. Comme sensations générales, citons la douleur, le frisson, la chaleur, le chatouillement, la frayeur, la volupté, etc..

Les modifications d'état recueillies à notre surface cutanée peuvent être déterminées par des causes extérieures ou intérieures ; leur cause la plus fréquente est le contact avec des objets extérieurs ; selon le degré de pression sous lequel le contact s'effectue, et selon les propriétés physiques ou chimiques de l'objet extérieur, naissent des sensations multiples distinctes. Le cas le plus simple est celui où un corps solide, de poids connu, avec des surfaces planes d'étendue connue, et possédant la température de la peau, presse par son propre poids sur une partie soutenue du corps : nous appelons pression la sensation qui prend ainsi naissance. La sensibilité de pression diffère beaucoup pour les différentes parties de la peau, et dépend surtout de l'épaisseur de l'épiderme et de la proximité de l'os sous-jacent. Au front, dont l'épiderme et le pannicule adipeux sont très minces, il suffit d'exercer sur une base de 9 millimètres carrés la pression de 2 milligrammes pour déterminer une sensation distincte. Sur la surface palmaire du doigt, qui possède une couche épidermique notablement plus épaisse, il faut déjà placer sur une base de 9 mm. carrés 15 milligr., et même plus, pour provoquer une sensation distincte ; sur les ongles des mains et des pieds il faut

même tout un gramme. La valeur du seuil de l'excitant de pression est notablement abaissée par la présence des petits poils courts qui se trouvent sur la plus grande partie de la peau, évidemment parce qu'ils concentrent en un point toute la pression d'une grande masse. Ainsi, un expérimentateur éprouvait une sensation quand 2 milligr. étaient posés sur une surface de 9 mm. carrés de la face dorsale de son pouce ; cette dernière étant rasée, il devait, sur la même surface de 9 mm. carrés, placer 35 milligr. pour obtenir une sensation de pression.

La sensation de pression semble surtout naître à l'endroit où des parties pressées se continuent avec d'autres exemptes de pression ; ce phénomène se présente d'une manière frappante quand on plonge un doigt dans du mercure ayant telle température qu'il ne semble ni froid ni chaud : alors on ne perçoit aucune sensation dans les surfaces immergées, quoique les parties profondes supportent une pression supérieure à 5 grammes par 9 mm. carrés de surface, mais la sensation est reportée exclusivement au niveau de l'anneau cutané où le mercure se délimite de l'air.

Quand le contact se fait sous une pression minimale, la vivacité de la sensation est augmentée d'une manière très considérable par le déplacement lent de l'objet en contact, ce qui provient encore de la présence des poils tactiles qui sont ébranlés bien plus fortement lors du mouvement que lorsqu'un poids immobile presse sur eux ; la qualité de la sensation, qui prend ainsi naissance, et qu'on peut appeler sensation tactile, est nettement distincte de la qualité de la sensation de pression. En augmentant la vivacité, on peut convertir la sensation tactile en chatouillement, qui est groupé parmi les sensations générales et qui, malgré toute son analogie avec la volupté, peut produire un déplaisir insupportable et provoquer des mouvements irrésistibles ayant pour effet d'écarter ou de parer les contacts. Lors de la volupté ou du chatouillement la vivacité de la sensation ne présente aucun rapport avec l'énergie de l'excitation, mais bien avec son degré de fréquence.

Une sensation qui possède de l'analogie avec la sensation de pression survient nettement dans la peau qui est tendue sur des articulations fortement fléchies. Un changement dans ces sensations de tension de la peau, qui accompagnent les modifications de position des articulations, semble constituer une partie des sensations de mouvement.

Parmi les fonctions, dont est doué le sens de la pression proprement dit, se trouve la comparaison de poids posés les uns après les autres sur la même région de la peau. Or, en faisant cette comparaison, on remarque qu'il est

possible de distinguer entre eux des petits poids dont la différence relative est moindre que celle de poids considérables ; les observations exactes ont démontré que la différence doit constituer toujours environ la même fraction de l'un des poids, pour qu'elle puisse déterminer une différence appréciable des sensations. Cette règle est connue sous le nom de *loi de Weber*. On peut encore la formuler en disant : pour que deux poids puissent être distingués par le sens de la pression, il faut que leur rapport, et non leur différence, ait toujours la même valeur. Pour la main reposant sur un soutien fixe, la valeur de ce rapport est de 29 à 30, c'est-à-dire, qu'un homme à sens normal peut, par une attention suffisante, distinguer 29 grammes de 30, ou 58 de 60, etc.. La finesse du sens de pression, déterminée par cette mesure, diffère notablement dans les diverses régions du corps. L'échelle de cette sensibilité est environ comme suit : front, lèvre, dos de la langue, joue, tempe, doigt, main, avant-bras, bras, face antérieure de la cuisse et de la jambe, dos du pied, face dorsale des orteils, face plantaire des orteils, plante des pieds, face postérieure de la cuisse et de la jambe. Mais les variations intermittentes de pression sont mieux perçues par les extrémités digitales que par la peau du front; les vibrations de cordes sont encore reconnues distinctement comme telles par les doigts quand elles s'élèvent de 1506 à 1552 oscillations par seconde.

L'état de la température cutanée donne naissance à des sensations spéciales, surtout pour autant qu'un changement y survient. Une région de la peau devient-elle plus chaude, nous la sentons comme chaude, et inversément. Aussi longtemps que la peau ne modifie pas sa température, nous ne la sentons, à part les conditions extrêmes, ni chaude ni froide ; si la peau subit des écarts considérables de sa température moyenne, nous pouvons sentir du froid ou du chaud d'une façon continue comme sensation générale, ou bien encore de la douleur, mais avec la conscience qu'elle provient du froid ou du chaud.

D'une manière générale on peut dire qu'un courant continu de chaleur se dirige de l'intérieur du corps vers l'extérieur; aussi longtemps que les conditions pour la transmission de ce courant restent constantes dans tous les points du corps, la température de toute la surface cutanée reste constante aussi; nous n'éprouvons aucune différence de température aux différents points de la peau, quelle qu'y soit la différence de température. Le courant de chaleur qui traverse la peau peut être modifié du côté de l'extérieur ou de l'intérieur ; si le flux thermique de l'intérieur vers l'extérieur s'élève dans une région cutanée, ainsi qu'il arrive par la dilatation des vaisseaux sanguins de la peau, la température de celle-ci s'élève, toutes choses égales d'ailleurs, et, de fait, nous sentons nos

joues s'échauffer lorsque nous rougissons. L'inverse survient par le rétrécissement des vaisseaux cutanés, ce qui détermine la pâleur de la peau.

Si l'écoulement de chaleur vers le dehors est diminué, si, par exemple, une surface cutanée jusqu'alors libre est convenablement recouverte, la température de la région cutanée augmente, et nous sentons du chaud alors même que l'objet qui recouvre n'était pas primitivement plus chaud que la région cutanée où il se trouve appliqué. Inversement on peut augmenter l'écoulement de chaleur par la peau en abaissant la température du milieu ambiant, comme aussi en remplaçant ce milieu par un autre ayant une plus grande capacité calorique ou un plus grand pouvoir de conduction pour la chaleur, la température extérieure étant inférieure à celle de la peau. Il se fait ainsi qu'en plongeant le doigt dans de l'eau qui a pris la température de la chambre, nous éprouvons une sensation de froid.

Parmi les facteurs, qui influent sur le courant de chaleur à travers la peau, se trouve la température extérieure qui doit nous occuper en première ligne. Nous sommes très peu en état d'apprécier la valeur absolue de la température extérieure en nous basant sur les sensations fournies par notre sens de température. Cela provient surtout des oscillations de la température de la peau qui sont déterminées par des causes internes. Lors de la comparaison de la température de deux objets extérieurs nous pouvons facilement être induits en erreur, si leur conductibilité spécifique pour la chaleur et leur capacité pour le calorique sont différentes ; ainsi, un morceau de métal qui est plus froid que notre surface cutanée nous paraît plus froid qu'un morceau de bois à la même température. Mais si les deux objets mis en contact avec la peau sont de même nature et ne se distinguent que par leur température, le jugement basé sur le sens du toucher devient généralement exact ; ainsi si nous plongeons successivement le même doigt dans de l'eau ayant des températures différentes, nous distinguons exactement quelle eau est plus chaude ou plus froide. Même, lorsqu'il s'agit de températures prises entre 12,5° et 25° C., ce pouvoir de distinction se montre extraordinairement développé : dans les limites qui viennent d'être indiquées, il suffit que la différence de température atteigne quelques centièmes de degrés pour qu'elle devienne sensible ; quand la température est plus élevée, la finesse de ce pouvoir de distinction diminue rapidement, et encore plus rapidement quand la température s'abaisse au-dessous de 12,5° C.

L'intensité de la sensation de température peut être élevée du niveau justement perceptible jusqu'à un degré considérable, sans qu'il survienne un changement dans la qualité de la sensation ; cette élévation peut être déterminée,

non seulement par le changement des conditions sous lesquelles le courant de chaleur s'effectue dans une région déterminée de la peau, mais aussi par l'accroissement en étendue de la région cutanée qui subit ce changement. De l'eau à 27° C., dans laquelle plonge la main tout entière, provoque une sensation de chaud plus intense que de l'eau à 40° C. dans laquelle ne plonge qu'un doigt. Mais les différentes régions cutanées ne se comportent pas de même sous ce rapport, des aires de grandeur égale appartenant à différentes régions cutanées perçoivent à un degré différent les mêmes différences de température. Si la différence de température entre la peau et l'objet extérieur dépasse certaines limites, la sensation de douleur se mêle d'abord à la sensation de température, de telle sorte qu'on peut distinguer entre la douleur du chaud et la douleur du froid. Si la différence devient encore plus grande, la douleur existe seule. La limite inférieure de température, où la sensation de douleur commence, dépend de la région de la peau, de la grandeur de la surface cutanée et de la durée d'action ; d'une manière générale, on peut admettre la température de 48° C. comme la limite inférieure pour la douleur du chaud, et celle de 9° C. comme la limite supérieure pour la douleur du froid.

Si on plonge la main dans de l'eau à 50° C., on perçoit au premier moment une sensation très intense, mais sans douleur, de température proprement dite ; la sensation primitive diminue ensuite quelque peu, puis augmente de nouveau pour s'élever jusqu'à la douleur. Dans de l'eau à 48° C. on peut tenir plongé longtemps un seul doigt sans éprouver de la douleur ; mais si on y plonge toute la main, on sent très vite une douleur insupportable ; la même chose s'observe avec de l'eau froide en dessous de 9° C. environ.

Un conflit particulier entre les sensations de température et celles de pression nous est fourni par le fait que, de deux morceaux du même métal placés sur la peau, le plus froid nous paraît plus lourd.

Au point de vue de la vitesse avec laquelle la sensation devient consciente après l'action extérieure, la sensation du froid se place à côté de la sensation de pression, tandis que la sensation du chaud se rapproche de la sensation douloureuse. Ces deux dernières surviennent déjà chez l'homme normal avec un retard sensiblement plus grand que les deux premières ; ce retard atteint dans certaines maladies des valeurs remarquablement élevées, jusqu'à une seconde et même plus ; c'est le cas dans certaines maladies qui frappent la moelle épinière ; aussi l'on admet que les relations de conduction pour la sensation du froid sont, dans cet organe, analogues à celles des sensations de pression, tandis que les sensations de chaud et de douleur se correspondent à cet égard.

Jusque dans ces derniers temps on doutait s'il fallait admettre, pour les sensations de pression et de température, des nerfs ayant une énergie spécifique différente, ou bien si les différentes qualités de la sensation de chaud et de froid correspondaient seulement à des complexus différents de sensations de pression ; dans cette dernière hypothèse on se représentait, et on croyait pouvoir rendre probable par des expériences, que l'échauffement ou le refroidissement de la peau excitait, dans des rapports différents d'intensité, des nerfs du sens de la pression situés dans des couches différentes, et que le complexus de sensations, qui nous apparaît qualitativement comme sensation de froid ou de chaud, reposait sur ces rapports d'intensité.

Cependant la première hypothèse, qui admet des nerfs doués d'énergie spécifique différente, a été confirmée par l'observation faite simultanément et indépendamment par plusieurs expérimentateurs ; ainsi l'excitation cutanée circonscrite rigoureusement permet de démontrer l'existence de points particuliers pour le froid, le chaud et la pression : si on touche légèrement les points du froid, il n'est senti qu'un objet froid, c'est-à-dire le froid ; en agissant de même sur les points du chaud, on ne fait percevoir qu'un objet chaud, c'est-à-dire le chaud ; si on touche prudemment les points du chaud et du froid avec des objets ayant la même température que la peau, on ne détermine aucune sensation. Le courant faradique ou une pression plus forte, appliqué sur un point du sens de la température, provoque une sensation de froid ou de chaud en forme de point. La sensation de froid, déterminée par une excitation du point du froid, apparaît momentanément sous forme d'éclair. Au contraire la sensation du chaud, déterminée par l'excitation d'un point du chaud, ne survient pas instantanément, mais s'accroît peu à peu et reste plus diffuse. Les points du sens de la température ne transmettent pas de sensation douloureuse, ni par les excitations mécaniques, ni par les excitations caloriques limitées sur eux. La sensation de température en forme d'un point se prolonge considérablement au delà de la durée d'action de l'excitant adéquat ; enfin, l'échauffement et le refroidissement de la peau diminuent la sensibilité des appareils périphériques qui transmettent ces deux qualités du sens de la température.

L'arrangement des points thermiques se présente d'après le principe suivant : ils sont disposés en lignes qui offrent généralement un parcours légèrement sinueux ; les lignes ou chaînes ponctuées rayonnent autour de certains points de la peau appelés de ce chef *points de rayonnement* ou *centres des points thermiques*. Les chaînes des points du froid, de loin plus nombreux, ne se trouvent pas généralement sur la même ligne que celles des points du chaud ; mais leurs points

de rayonnement sont communs. Ces points de rayonnement existent le plus souvent, dans les régions poilues, au niveau des petits poils, plus exactement dit, au niveau des racines des poils ou papilles pileuses. Toutefois il arrive, par-ci par-là, qu'on rencontre des points de rayonnement sans poils, même dans les régions poilues. Mais on trouve aussi toujours des points thermiques au niveau des poils, et dans des régions cutanées peu sensibles à la température il arrive que des points de température se rencontrent seulement au niveau des poils.

De ce que nous venons de dire sur la disposition des points thermiques, il ressort que leur nombre sera très différent sur une petite aire, de grandeur égale, appartenant à des régions cutanées voisines. La sensibilité spéciale de ces petites aires dépend du nombre, ainsi que du degré de sensibilité de chacun des points; aussi cette sensibilité peut varier dans de larges limites, comme l'examen direct l'a démontré. Si l'on fait cet examen avec des surfaces métalliques d'un diamètre de 3 à 4 mm. et portées à des températures différentes, on rencontre des endroits qui sont seulement sensibles au froid, ou du moins le sont d'une manière prédominante, puis des endroits où les deux sens de température sont représentés dans la même intensité, puis des endroits où la sensation du chaud prédomine, et enfin des endroits qui sont insensibles à la température, c'est-à-dire thermo-anesthésiques. Il n'existe pas de régions dans la peau qui seraient douées exclusivement du pouvoir d'engendrer la sensation du chaud.

Si on fait cet examen avec des plaques métalliques d'un centimètre de diamètre, les discontinuités de la sensibilité thermique passent à l'arrière plan, et les différences « topiques » dans la répartition du sens de la température par rapport aux *différentes régions du corps* deviennent nettes. Si on prend comme mesure pour la sensibilité thermique la plus petite différence de température entre la surface exploratrice et la surface examinée qui est exactement appréciée, soit donc la valeur du seuil de la sensation thermique, on arrive à des résultats qui semblent se modifier beaucoup par l'*exercice;* en effet, le seuil est généralement plus bas aux régions cutanées laissées à nu que dans les régions d'ordinaire recouvertes par les habillements.

Les différences dans la *disposition primordiale* semblent se présenter dans un état plus pur, lorsqu'on choisit comme mesure l'intensité différente des sensations déterminées par des différences de température identiques mais très considérables. Si l'exploration est instituée, par exemple, avec des surfaces dont la température est de 15 à 17° au-dessus ou en-dessous de la température cutanée, chaque

région du corps fournit une sensation d'intensité approximativement déterminée qui ne se laisse plus augmenter par un accroissement de la différence.

Les sensations maximales de température que chaque région du corps peut fournir se laissent grouper, d'après la comparaison des perceptions conscientes, en 12 degrés pour le sens du froid et en 8 degrés pour le sens du chaud. La place occupée dans cette échelle par chaque région du corps est indiquée dans le tableau suivant, où le chiffre le plus bas correspond au degré de l'intensité la plus faible que peut atteindre l'excitation de température.

	Froid.	Chaud.
1.	Extrémités des doigts et des orteils, malléole, talon.	Extrémités des doigts et des orteils.
2.	Milieu du front, olécrane.	Milieu du front, olécrane.
3.	Glabelle, menton, milieu du creux de la main, région pubienne.	Glabelle, menton, occiput, clavicule, région pubienne.
4.	Occiput, rotule.	Milieu du creux de la main, aine, creux du genou.
5.	Fosse sus-claviculaire, clavicule, jugulum, partie supérieure du sternum.	Fosse sus-claviculaire, jugulum, partie supérieure du sternum.
6.	Aine.	Dos.
7.	Bosse frontale, paupière inférieure, creux du genou, milieu de la plante du pied.	Paupière inférieure, région maxillaire, certains points de la région abdominale.
8.	Région fémorale moyenne, antérieure et interne.	Mamelle, région iliaque.
9.	Espaces intercostaux dans la ligne parasternale.	
10.	Région mamillaire.	
11.	Mamelle, région iliaque.	
12.	Certains points des régions lombaire et abdominale.	

On peut démontrer que toute la surface cutanée, à l'exception de la plupart des points du sens thermique, possède la propriété de transmettre la sensation tactile ; mais cette sensation est provoquée à certains endroits bien circonscrits, de préférence par des excitants mécaniques faibles ; en ces points, la sensation tactile fait place à une sensation douée de qualités particulières ; ces points

de prédilection prennent place à côté des points du froid et du chaud, et sont nommés points de pression.

L'examen histologique de parcelles cutanées, dont le centre correspondait à un point du froid, du chaud ou de la pression, n'a pas découvert de terminaisons nerveuses particulières, mais a constaté une différence spéciale dans les ramifications terminales présentées, d'une part, par les nerfs thermiques, et, d'autre côté, par les nerfs de pression. Pour un point thermique on trouve réuni dans un étroit espace un certain nombre des plus petites fibrilles nerveuses situées dans le voisinage immédiat des vaisseaux sanguins, entre ces derniers et l'épiderme, et qui montent, sous forme de buisson, vers l'épiderme. Au contraire, pour un point de pression on observe que la peau est traversée par de nombreuses fibrilles nerveuses qui s'étendent horizontalement dans la couche épithéliale cornée et dont les nombreuses petites branches innervent un segment relativement grand de la surface cutanée.

L'excitation d'un point du sens thermique à l'aide d'un excitant adéquat provoque dans notre conscience, non seulement la représentation d'une qualité et d'une intensité, mais aussi celle d'un endroit; nous reconnaissons par le toucher si le contact a lieu au front ou à la main. La représentation de l'endroit ne naît pas seulement lorsque l'excitant agit sur la terminaison nerveuse de la peau, mais aussi lorsque les nerfs du sens cutané sont excités dans un point quelconque de leur trajet. Comprime-t-on le nerf cubital à la région du coude, on provoque des sensations qui semblent provenir de la région cubitale de la main, région dans laquelle ce nerf se ramifie. D'après cela, on peut s'attendre à ce que le signe local de chaque fibre primitive qui existe dans un tronc nerveux, soit lié respectivement à la terminaison cellulaire de cette fibre dans le système nerveux central. Chaque fibre primitive, d'un tronc nerveux innerve, à l'aide de ses ramifications terminales, une région cutanée plus ou moins grande, et les différentes régions cutanées, correspondant à chacune des fibres nerveuses primitives, empiètent souvent les unes sur les autres. En ce qui concerne chaque fibre primitive, il faut donc distinguer deux espèces de régions : une région à l'innervation de laquelle la fibre nerveuse en question ne fait que participer, et une autre région innervée exclusivement par elle. Cette dernière région sera d'autant plus petite que l'innervation d'une région cutanée sera plus riche, et inversement.

D'après les notions qui viennent d'être exposées, deux points de la peau appartenant exclusivement à une même région ne peuvent fournir aucune sensation munie d'un signe local différent. Mais considérons trois fibres ner-

veuses primitives voisines A, B, C, et admettons qu'on touche d'abord un point de la région commune AB, ensuite un point de la région commune CB ; les deux sensations produites pourront se distinguer l'une de l'autre par leur signe local, et nous émettrons le témoignage que deux points différents de la peau ont été touchés successivement. Mais si l'on touche simultanément ces mêmes points de la peau, nous n'avons plus la sensation de deux impressions locales séparées ; pour que l'attouchement simultané paraisse double, on doit opérer sur des points situés à une plus grande distance l'un de l'autre, et d'après les prévisions, à une distance telle que la région d'innervation de la fibre B soit complètement évitée, c'est-à-dire que, sur les trois éléments centraux munis de signe local voisin, celui du milieu reste inexcité pour marquer la séparation.

Le sens de localisation de la peau nous fournit vis à vis du milieu ambiant un moyen d'orientation d'autant plus parfait que le nombre des sensations localement isolées, qu'il nous permet de percevoir dans la même surface, est plus grand ; on utilise donc, comme mesure de la finesse du sens de localisation, la plus petite distance entre les points de la peau dont l'attouchement devient cause de sensations distinctes. Comme on devait s'y attendre, le sens de localisation de la peau, examiné de cette manière, présente une finesse très différente sur les différentes régions du corps. Cependant, d'après ce que nous venons de dire, les résultats de cet examen ne sont comparables que si l'attouchement à tous les points examinés s'est fait, soit simultanément, soit successivement ; ainsi, pour que les pointes d'un compas appliquées en même temps sur le dos de la main soient senties nettement distinctes, il faut entre elles un écart de 20 mm. environ, et sur la face dorsale du bras 40 mm. environ ; mais si l'on touche par application successive des deux pointes, à la première de ces régions un écart d'environ 5 mm., et à la seconde région un écart d'environ 10 mm. suffisent pour laisser percevoir les différences locales des points touchés.

Il est d'un grand intérêt de comparer la finesse du sens de localisation, déterminée d'après une de ces méthodes, non seulement aux différentes régions du corps du même individu, mais aussi chez divers sujets d'âge différent. Si nous trouvons chez l'individu jeune une finesse du sens de localisation plus grande que chez l'adulte, comme c'est le cas, nous devrons admettre que, lors de l'accroissement de la surface du corps, le nombre des cercles sensitifs n'augmente pas dans la peau, mais que leur diamètre s'étend. Ces comparaisons peuvent d'ailleurs être instituées à l'aide des valeurs indiquées dans le tableau suivant, et qui ont été obtenues en appliquant simultanément les pointes du compas.

	Homme adulte. Mm.	Garçon de 12 ans. Mm.
Pointe de la langue	1,1	1,1
Face palmaire de la phalangette . . .	2,3	1,7
Partie rouge des lèvres	4,5	3,9
Face palmaire de la phalangine. . . .	4,5	3,9
Face dorsale de la phalangette	6,8	4,5
Ligne moyenne du dos de la langue, à 27 mm. de la pointe	9,0	6,8
Face plantaire de la dernière phalange du gros orteil	11,3	6,8
Face dorsale de la deuxième phalange digitale	11,3	9,0
Partie inférieure du front	22,6	18,0
Partie postérieure du talon	22,6	20,3
Dos de la main.	31,6	22,6
Avant-bras et jambe	40,6	36,1
Face dorsale du pied au niveau des orteils.	40,6	36,1
Sternum.	45,1	33,8
Rachis, cou en-dessous de l'occiput . .	54,1	36,1
Rachis au milieu du dos	67,7	31,6 — 40,6
Milieu du bras et de la cuisse	67,7	31,6 — 40,6

Quand on étudie le sens de localisation par cette méthode, on applique toujours les pointes du compas sans tenir compte de la présence des points de prédilection du sens cutané, ainsi que nous procédons toujours quand nous utilisons le sens de localisation pour l'orientation dans l'espace; si on répète l'examen de la même région cutanée en choisissant des points différents de la peau, on obtient des valeurs quelque peu différentes, dont la moyenne constitue la base de notre conclusion. Cependant la localisation exacte des points de température et de pression a permis d'obtenir, pour la sensibilité du sens de localisation, des valeurs extrêmes qui l'emportent, de loin, sur les valeurs qui avaient été obtenues sans tenir compte de ces points, et sur les résultats de l'application usuelle du sens. Deux excitants adéquats ayant la forme d'un point, appliqués successivement sur des points sensitifs voisins, peuvent être perçus comme excitants isolés à une distance remarquablement petite : le froid appliqué sur le front, les joues et le menton avec un écartement de 0,8 mm., le froid ou le chaud appliqué sur les faces antérieures de l'avant-bras avec un écartement

de 2 mm., l'attouchement sur la pulpe du petit doigt et la face palmaire de la phalange unguéale avec un écartement de 0,1 mm.. On perçoit surtout avec une netteté particulière, et à des distances extrêmement faibles, les points qui, tout en appartenant à deux groupes différents, se trouvent dans le voisinage du centre de rayonnement. Notons enfin que le rapport des positions dans l'espace, indépendamment de la distance, se reconnaît exactement dans le domaine du sens de la pression, mais non dans le domaine du sens de la température. La distance est taxée, dans les deux cas, beaucoup trop grande par cette méthode d'examen.

Fonction tactile.

La fonction tactile, en utilisant la surface sensitive de la peau, sert à notre orientation dans le monde extérieur. Les sensations de température et de pression fournies par la peau, ainsi que le signe local dont elles sont munies, suffisent à la fonction tactile, pour juger de certaines propriétés des objets, comme aussi pour reconnaître la forme extérieure d'objets qui ne sont ni trop grands ni trop petits. Nous reconnaissons par le simple contact avec la peau la forme d'un objet d'étendue moyenne, parce que nous établissons une représentation immédiate de la position respective des points sensitifs de pression frappés par le toucher. La finesse du sens de localisation détermine la limite inférieure de l'étendue des objets, dont la forme peut être reconnue par le contact. Lors de l'emploi exclusif du sens de pression, la limite supérieure de l'étendue est donnée par la plus grande région continue de la surface cutanée, qui peut être recouverte par un objet, sans que l'on exécute des mouvements tactiles. Pour juger, à l'aide du sens du tact, de la forme d'objets plus grands, il est nécessaire — cela se fait d'ailleurs fréquemment aussi pour des objets plus petits — que la surface cutanée soit promenée le long de la surface de l'objet. Lors de cet acte, qui s'appelle proprement *toucher*, les matériaux pour juger de la forme de l'objet sont fournis, en partie, par un grand nombre de sensations qui ne naissent pas dans la surface sensitive de la peau, à savoir, toutes ces sensations qui constituent la base ordinaire pour les représentations du mouvement et pour les représentations de la position occupée par les membres. En dehors des sensations qui appartiennent au sens de pression, mais qui sont provoquées par les états de tension de la peau au-dessus des articulations intervenant dans les mouvements, elles comprennent encore des sensations qui naissent dans les surfaces articulaires elles-mêmes, dans les muscles et leurs tendons, et

peut-être enfin la *sensation* dite d'*innervation*, c'est-à-dire, une représentation immédiate des rapports d'intensité que présentent entre elles les impulsions motrices communiquées à chacun des muscles.

Ainsi donc, pour nous orienter dans le monde extérieur à l'aide du sens du tact, il ne suffit pas généralement que nous disposions des sensations fournies par le sens de la pression ; il est même probable que la connexion de ces dernières avec le signe local, — ce qui constitue le sens de localisation de la peau, — s'acquiert seulement par association avec les sensations de mouvements, grâce à l'expérience individuelle.

Parmi *les propriétés tangibles* des objets extérieurs, se trouvent le rude, le lisse, l'aigu, l'obtus, le chaud, le froid, le dur et le mou, peut-être aussi le lourd. Les quatre premières de ces propriétés sont, à proprement parler, des particularités de la forme extérieure, et sont reconnues comme telles à l'aide de la peau par le tact, avec ou sans le concours des mouvements de la surface tactile. Pour juger du degré de dureté et du poids, on peut faire intervenir le sens de pression ; mais on peut se tirer d'affaire sans lui, et lui seul ne suffit dans aucun cas. Ce qui est décisif ici est plutôt la conscience de l'effort fait pour vaincre une résistance, comme aussi les sensations qui naissent en dehors de la peau, notamment dans les articulations, les muscles et les tendons, et qui nous renseignent sur l'exécution du mouvement voulu.

L'évaluation de résistance et de poids, sans le concours du sens de la pression et avec l'emploi exclusif des représentations et sensations des mouvements, a été désignée comme une fonction du sens musculaire. Quand on étudie la finesse du sens musculaire, on élimine le sens de pression en mettant le poids à évaluer dans une toile, dont les coins sont tenus, une fois pour toutes, entre le pouce et l'index avec une pression maximale ; la plus petite différence de poids qu'on distingue de cette manière est atteinte, quand les deux poids sont environ dans le rapport de 39 à 40, c'est-à-dire, lorsque l'un des poids est environ $^1/_{40}$ plus lourd que l'autre. Le sens musculaire est donc supérieur au sens de la pression quand il s'agit d'évaluer des poids ; car la sensation de pression, exercée par deux poids sur la peau de la main reposant sur un plan fixe, nous permet seulement de distinguer une différence qui équivaut à $^1/_{30}$.

Goût.

La surface gustative comprend les parties postérieure et antérieure du dos de la langue, les bords de la langue, les piliers antérieurs, et une bande mince du voile palatin immédiatement en arrière du palais dur. Les nerfs glosso-

pharyngien et trijumeau se partagent l'innervation de ces régions ; les fibres qui sont douées de l'énergie spécifique du goût sont d'abord celles du glosso-pharyngien dont les terminaisons périphériques se trouvent sur le tiers postérieur du dos de la langue (dans la région des papillae circumvallatae), sur les arcs linguo-palatins, sur le palais mou ; puis les fibres de la corde du tympan qui se joignent au nerf lingual et innervent des deux côtés une mince bande de muqueuse du bord de la langue jusqu'à sa pointe. Toutes les autres fibres du trijumeau de la muqueuse buccale n'ont rien de commun avec la sensation proprement dite du goût. La qualité des sensations qu'elles fournissent offre la plus grande analogie avec les sensations ordinaires de la peau et présente le signe local. Comme appareil nerveux terminal spécifique on considère des arrangements épithéliaux de la muqueuse, situés notamment dans la fente circulaire entre la papille et son rebord et appelés bourgeons gustatifs. Les fibres nerveuses paraissent pénétrer jusque dans l'intérieur des bourgeons gustatifs, où elles sont peut-être reliées avec des cellules douées d'une excitabilité spéciale. Les terminaisons nerveuses gustatives ne sont peut-être pas situées tout à fait superficiellement ; du moins, c'est ce qui semble ressortir du fait que la gustation est favorisée considérabement par les mouvements particuliers de dégustation, qui consistent à frotter et à presser la surface gustative contre le palais ; les substances sapides sont dirigées ainsi plus rapidement et plus abondamment dans la profondeur que par simple diffusion.

Pour ce qui concerne la qualité, les sensations gustatives présentent en apparence une grande variété : nous sommes en état de distinguer avec certitude, à l'aide de ce qu'on appelle communément le goût, un grand nombre de substances les unes des autres ; toutefois il faut noter ici qu'un grand nombre des critériums nous sont fournis, non seulement par les fibres gustatives proprement dites de la muqueuse buccale, mais aussi par d'autres fibres du trijumeau, et même par les nerfs olfactifs. Ainsi l'action caractéristique de brûlure exercée par le poivre n'est pas une sensation gustative ; quand nous portons sur la langue un peu de suc d'oignon, pendant que nous tenons le nez fermé à l'aide des doigts, l'arome caractéristique de ce suc nous échappe, et nous éprouvons seulement une sensation sucrée. Dans le domaine du goût proprement dit, nous pouvons distinguer les unes des autres quatre qualités ; mais la combinaison de ces quatre qualités, en rapport d'intensités différentes, associées avec des sensations de tact et d'odeur, fournit comme résultante une grande variété de complexus de sensations, caractéristiques pour chaque substance.

Les quatre qualités du goût sont le doux, l'acide, le salé et l'amer ; il y a

des substances qui provoquent exclusivement une de ces qualités gustatives : la solution pure de sucre ou de saccharine détermine simplement une sensation douce ; la solution diluée d'acide phosphorique donne exclusivement une saveur acide, la solution de sel de cuisine une saveur salée, la quinine une saveur amère. L'hypothèse la plus simple et suffisante pour expliquer ces faits consisterait à admettre que les fibres gustatives possèdent quatre énergies spécifiques, et que les terminaisons périphériques des fibres qui goûtent le doux sont excitées exclusivement, ou d'une manière prédominante, par le sucre et par les corps apparentés avec lui à ce point de vue, que les fibres goûtant l'acide sont excitées seulement par les acides, et ainsi de suite. Cette hypothèse permettrait aussi de comprendre facilement les faits suivants : La partie postérieure de la langue est surtout sensible pour le goût amer, et les corps appropriés y provoquent surtout une sensation de cette espèce ; on pourrait admettre facilement que les fibres qui goûtent l'amer y sont précisément représentées d'une manière prédominante. En outre, différents corps déterminent, d'après les circonstances, des qualités gustatives différentes : ainsi l'acide sulfurique en solution convenablement diluée provoque à la pointe de la langue, avec la saveur acide, la saveur sucrée ; ce qui s'expliquerait aisément, d'après cette hypothèse, en disant que l'acide, à une certaine concentration, excite, avec les fibres qui goûtent l'acide, les fibres qui goûtent le doux.

Les sensations gustatives peuvent être provoquées, non seulement par une action sur les terminaisons périphériques des nerfs gustatifs, mais aussi par l'excitation d'un tronc nerveux. La corde du tympan se trouve, dans la cavité du tympan, à la portée d'opérations rendues nécessaires dans un but curatif, et à cette occasion on a observé fréquemment que son excitation électrique ou mécanique détermine la sensation acide, et rien que celle-là. Quand un courant électrique constant traverse la langue, il provoque un goût spécial, qui est exclusivement acide si le point d'entrée du courant se trouve sur une partie gustative de la muqueuse ; si le point de sortie du courant se fait par une telle partie, il n'apparaît pas, à proprement parler, de sensation gustative, mais une sensation de brûlure, qui toutefois a été considérée fréquemment comme une sensation alcaline. Il est facile de démontrer que ce mode d'excitation consiste réellement en une action directe du courant électrique, et non en une excitation gustative déterminée par les corps mis en liberté ; pour faire cette démonstration il suffit d'amener le courant à la langue par l'intermédiaire de petites éponges imbibées de la solution physiologique de chlorure sodique ; mais il est difficile de décider si le courant électrique excite les

terminaisons nerveuses spécifiques, ou bien les fibres nerveuses sur leur trajet.

Il est probable, au plus haut degré, que les substances sapides agissent sur les terminaisons périphériques des nerfs gustatifs en vertu de leurs propriétés chimiques, et que ce sont les différences de constitution chimique qui confèrent, aux unes la propriété d'exciter surtout les fibres qui goûtent le doux, aux autres celle d'exciter surtout les fibres qui goûtent l'acide, etc.. Assurément une relation intelligible entre la constitution chimique et la saveur n'est pas encore connue ; toutefois, il est assez remarquable que le sens gustatif réunit de grands groupes de corps qui sont apparentés par leur constitution chimique ; ainsi, tous les corps à saveur acide appartiennent à cette classe de combinaisons que la chimie désigne comme hydrates acides ; mais inversément tous les hydrates acides ne possèdent pas la saveur acide (acide tannique). Le goût sucré se présente surtout avec les corps désignés comme alcools multivalents, par exemple le glycolle, la glycérine, le glucose ; mais il n'en existe pas moins d'autres substances avec saveur sucrée, tels que l'acétate acide de plomb, la saccharine, qui ne rentrent pas dans ce groupe chimique. Le goût salé appartient presque exclusivement aux sels alcalins neutres facilement solubles ; une saveur très amère caractérise différents composés à constitution inconnue, spécialement les composés dits alcaloïdes.

Les plus petites quantités des différentes substances sapides qui suffisent justement à exciter les terminaisons nerveuses correspondantes des nerfs gustatifs, présentent entre elles des différences très grandes ; ainsi une solution de sucre de canne à 1 % ne goûte déjà plus le doux, tandis que l'extrait d'aloës dilué au 900,000e peut encore être distingué de l'eau pure par une comparaison attentive ; il possède une saveur très amère à la dilution de 1 : 120,000. D'autres substances sont intermédiaires entre ces deux extrêmes : ainsi l'acide sulfurique dilué au 100,000e est encore acide d'une manière très perceptible ; les solutions de sel de cuisine doivent offrir une concentration bien plus grande, au moins une partie sur 426 d'eau, et une grande quantité de cette solution doit même être prise en bouche pour provoquer une sensation justement perceptible. On a dit que le degré de dilution des acides peut être poussé d'autant plus loin, sans que la sensation gustative se perde, que le poids moléculaire de l'acide est plus petit.

Odorat.

Le sens de l'odorat fournit à la conscience des perceptions correspondant aux influences externes exercées sur une région circonscrite de la muqueuse nasale par des substances chimiquement actives. Les parties supérieures de la cloison

nasale et les surfaces opposées des cornets supérieur et moyen (ce dernier pour sa portion supérieure seule) sont exclusivement les régions de la muqueuse nasale qui servent à l'odorat, elles forment la *région* dite *olfactive* par opposition à la région respiratoire. La muqueuse de la région olfactive est plus épaisse, et colorée en jaune spécialement chez différents animaux (mouton); elle est munie d'une couche unique de cellules cylindriques élevées, dont la base, ramifiée fréquemment, contient le pigment s'il existe; entre ces cellules épithéliales s'en trouvent dispersées d'autres qui ne possèdent une certaine étendue qu'au voisinage de leur noyau, et se continuent entre les parties externes des cellules cylindriques par des bâtonnets très minces arrivant jusqu'à la surface libre de la muqueuse où ils sont munis de plusieurs cils très délicats.

La région respiratoire possède un épithélium vibratile et des glandes acineuses, tandis que les glandes de la région olfactive sont tubuleuses. C'est dans la région olfactive que se terminent les fibres nerveuses des filets olfactifs qui sont seuls doués de l'énergie spécifique de l'odorat. Les fibres nerveuses du trijumeau, qui se terminent partout dans la muqueuse nasale, transmettent des sensations qui ne sont pas des odeurs proprement dites, mais qui sont fusionnées, par la conscience non prévenue, avec les odeurs survenant simultanément dans des perceptions sensorielles communes, de sorte qu'on range également, parmi les qualités odorantes des substances qui agissent sur les terminaisons sensorielles de la muqueuse nasale, des impressions telles que le « piquant, » le « picotant », le « brûlant », et autres impressions analogues.

Les substances odorantes arrivent d'ordinaire au contact de la région olfactive en accompagnant le courant inspiratoire de l'air, à condition toutefois que la partie la plus antérieure des narines soit ouverte ; car si on ferme cette partie, par exemple, à l'aide des pointes des doigts, on devient insensible aux odeurs tandis que la respiration par le nez se continue librement. Le courant expiratoire de l'air semble d'ordinaire ne pas atteindre la région olfactive ; les odeurs qu'il renferme semblent ne pas être senties par la plupart des hommes ; au contraire, si des substances odorantes se trouvent dans l'air du pharynx, elles déterminent une odeur au moment de la déglutition, excepté dans les cas où les narines sont tenues fermées. Les perceptions d'odeur qui naissent de cette manière sont attribuées le plus souvent, mais à tort, au sens gustatif.

Les odeurs sont perçues le plus nettement quand on fait à différentes reprises des inspirations courtes et rapides, telles qu'elles sont exécutées quand on flaire ; du reste, les substances contenues dans l'air paraissent n'être perçues par l'odorat qu'aussi longtemps que l'air glisse devant la région olfactive, et non quand il demeure en repos.

L'opinion admise bien longtemps, d'après laquelle les substances gazeuses ou suspendues dans l'air seraient seules senties, a été réfutée d'une manière péremptoire. Les expériences anciennes étaient entachées de ce défaut, qu'on employait pour cet examen, comme dissolvant des substances odorantes, des liquides qui rendaient la muqueuse insensible ou qui l'altéraient, tels que l'alcool et l'eau de source. Une solution de sel marin à 0,75 % et possédant la température du corps, est complètement inoffensive pour la région olfactive; si on l'emploie comme dissolvant, on observe que toutes les substances, qui sont odorantes quand elles sont répandues dans l'air, conservent leur odeur caractéristique, lorsque le liquide qui les renferme est déversé dans le nez pendant que le corps se tient incliné en avant; pour atteindre la région olfactive, le liquide doit pouvoir couler de l'ouverture nasale vers la racine du nez, le long du dos du nez. Les substances qu'on veut sentir de cette manière doivent être suffisamment diluées. L'odeur persiste aussi longtemps que le liquide séjourne sur la partie olfactive. Même les substances non odorantes, appliquées de cette manière, produiraient des odeurs caractéristiques, par exemple l'hydrate, le phosphate, le sulfate, le carbonate de sodium, le sulfate de magnésium, etc..

La limite inférieure de dilution qui détermine encore la sensation d'odeur paraît être environ la même dans les deux modes d'application (dans l'air et dans l'eau); ainsi pour la vapeur de brome, on indique dans les deux cas environ $^{1}/_{200,000^e}$ du volume. Comme substance la plus odorante on considéra jusqu'ici le musc, dont $^{1}/_{200,000^e}$ de milligramme suffit pour exciter les terminaisons des nerfs olfactifs. Mais, d'après des recherches récentes $^{1}/_{460,000,000^e}$ de milligramme de mercaptan (C^2H^5HS) suffit pour déterminer une impression odorante. Le courant électrique, amené sur la région olfactive par l'intermédiaire d'une solution indifférente de sel de cuisine, provoquerait une odeur caractéristique à l'anode, et une odeur différente de la première à la kathode.

Un appareil très simple, l'*olfactomètre*, se prête à comparer la finesse d'odorat chez différentes personnes. Il se compose d'un tuyau formé de matière non odorante et dont une extrémité est introduite dans une narine; sur ce tuyau s'adapte étroitement un autre tuyau facilement déplaçable qui est formé, soit d'une substance odorante par elle-même (caoutchouc, cire), ou qui est confectionné de telle manière qu'il peut être imprégné de substances odorantes. Plus le tuyau extérieur dépasse l'extrémité périphérique du tuyau intérieur, plus le trajet, pendant lequel le courant d'air inspiratoire peut se charger de substances odorantes, devient grand. On peut donner au tuyau extérieur une position telle qu'une sensation odorante apparaît précisément; la longueur dont

le tube extérieur dépasse le tube intérieur sert de mesure pour la valeur limite de l'excitant. Quand on réussit à donner, à l'aide de cet instrument, une direction constante au courant d'air dans le nez, on peut obtenir de bons résultats concernant la finesse relative d'odorat des deux moitiés du nez et la différence de finesse d'odorat chez divers individus. Naturellement la comparaison doit porter sur les mêmes substances odorantes. Ces données possèdent de la valeur pratique pour l'examen clinique, et peuvent aussi acquérir de l'intérêt théorique en tant qu'il est possible que la finesse pour les différentes odeurs soit affectée différemment dans les maladies. Cette méthode a permis également d'étudier, de plus près qu'on ne l'avait fait jusqu'ici, la question de la fatigue. A l'aide de l'olfactomètre on a examiné ce qui arrive quand deux substances, à odeur différente, sont présentées simultanément aux deux moitiés nasales, de telle manière qu'elles n'ont pu se mélanger auparavant et par conséquent réagir physiquement ou chimiquement l'une sur l'autre ; or, le résultat c'est qu'il ne se produit jamais que la sensation de l'une des deux odeurs, jamais une impression qui résulterait de leur combinaison ; à certain rapport d'intensité l'une des substances est sentie, à un autre rapport c'est l'autre, et à un rapport moyen d'intensité aucune odeur ne serait même perçue : les deux odeurs se neutraliseraient respectivement.

Pour aucun domaine sensoriel on n'a réussi jusqu'à présent aussi peu que pour celui de l'odorat à distinguer, dans une sensation déterminée, les sensations élémentaires qui s'y trouvent contenues. Aussi aucune langue ne possède, pour les sensations spécifiques et isolées de l'odorat, des expressions qui, comme les expressions applicables aux sensations colorées isolées, rouge, vert, bleu, etc., ou aux sensations gustatives isolées, salé, doux, acide, amer, désignent simplement la qualité de la sensation, et n'ont aucun rapport reconnaissable avec l'objet qui détermine l'impression sensorielle. En effet, toutes les expressions que nous employons pour exprimer les perceptions odorantes proprement dites, — nous faisons abstraction de ces expressions sur les sensations du tact, sur les impressions d'agrément ou de désagrément qui sont attribuées à tort à l'odorat — contiennent l'indication de substances déterminées dont chacune provoque l'odeur à désigner : on dit, ceci sent comme des violettes, comme du vin, etc.. Les motifs de cette imperfection dans le développement du langage et dans l'analyse scientifique consistent probablement en ce que, d'une part, il n'existe ni substance à odeur simple comme nous connaissons des substances à saveur simple, ni moyen de décomposer les excitants compliqués de l'odorat en excitants objectivement simples,

d'une manière analogue à la décomposition par le prisme de la lumière blanche dans la série des couleurs spectrales, ou à la décomposition des tons composés en tons partiels par le résonnateur; ils consistent probablement, d'autre part, en ce que les terminaisons des nerfs, doués de l'énergie spécifique de la qualité odorante simple, ne sont pas accessibles par catégories aux excitations séparées localement, comme c'est le cas pour les fibres de la partie postérieure de la langue qui goûtent l'amer, et pour les fibres de la pointe de la langue qui goûtent le doux. Plusieurs espèces de fibres spécifiques semblent participer, dans des rapports d'intensité différente, à la production de perceptions odorantes qui paraissent qualitativement différentes; en faveur de cette interprétation on peut citer le fait que, lors de la fatigue du sens de l'odorat pour une odeur déterminée, la fatigue pour certaines autres odeurs est également complète, tandis qu'elle n'est pas sensible pour d'autres.

Les cercles qualitatifs des sens dont nous avons traité jusqu'ici possèdent, à un degré bien plus élevé que la vue et l'ouïe, la propriété que leurs perceptions isolées s'accompagnent de la sensation d'agrément ou de désagrément, de plaisir ou de déplaisir, de satisfaction ou d'aversion : une pièce de musique ou un tableau peut nous fournir une jouissance esthétique; mais les sensations élémentaires dont se composent ces perceptions sensorielles si compliquées, prises isolément, nous sont indifférentes; une seule couleur ou un seul ton ne nous est, d'ordinaire, ni agréable ni désagréable. Mais il nous est difficile de conserver cette même indifférence vis-à-vis des impressions isolées que nous fournissent les autres sens, spécialement vis-à-vis des impressions de l'odorat et du goût : une odeur nous est toujours agréable ou désagréable, et le désaccord le plus complet ne peut pas nous causer un déplaisir corporel aussi intense qu'une odeur ou une saveur repoussante. C'est sans doute en rapport avec le fait que l'odorat et le goût sont préposés à des portes d'entrée pour empêcher les substances étrangères, nuisibles peut-être, de pénétrer dans notre organisme.

Vue.

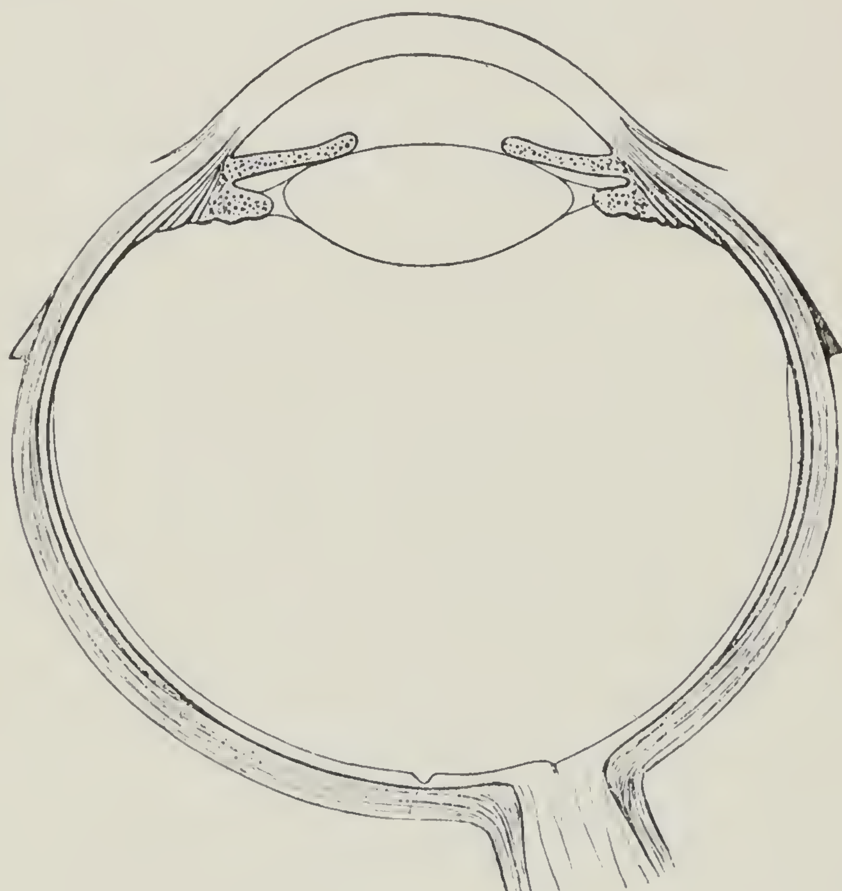
Le sens de la vue nous fournit la perception des propriétés en vertu desquelles certains corps émettent des rayons lumineux ou les influencent sur leur trajet. Les rayons lumineux sont dus à la propagation des vibrations de l'éther dont la fréquence est de 480 à 760 billions par seconde, et dont la longueur d'onde est comprise entre 0,70 et 0,43 μ. Les ramifications terminales du nerf optique sont disposées de telle manière que, dans les conditions ordinaires, elles ne

peuvent subir l'action d'aucune influence extérieure sinon celle des rayons lumineux, mais que ceux-ci agissent sur elles d'une manière parfaite. Toutefois elles sont sensibles à d'autres influences que leur excitant adéquat qui est la lumière; ainsi quand on presse dans l'obscurité, les yeux étant fermés et dirigés légèrement en bas et en dehors, dans l'angle orbitaire supéro-interne à l'aide du bord de l'ongle, et que l'on comprime ainsi à travers la paupière le globe oculaire, la pression atteint la limite antérieure des ramifications du nerf optique; aussi l'on perçoit une figure lumineuse arciforme qui paraît être située en bas et en dehors, et qui se meut quand on déplace légèrement l'œil ou le doigt. La pression qui se transmet aux terminaisons du nerf optique est donc un excitant pour elles, et comme leur excitation, qu'elle soit produite par la lumière ou par la pression, s'accompagne d'une perception visuelle, nous disons que la vision représente l'énergie spécifique du nerf optique. Les fibres nerveuses optiques ne sont sensibles à leur excitant adéquat que par l'intermédiaire de leurs appareils terminaux; car le lieu d'entrée du nerf optique dans le globe oculaire, où ces fibres sont directement exposées à la lumière, sans être recouvertes par des appareils terminaux, est aveugle. On ignore si la pression unguéale agit sur les appareils terminaux ou sur les fibres nerveuses elles-mêmes; toutefois la figure obtenue semble devoir nous faire attribuer la préférence à la première hypothèse.

Les propriétés qui permettent aux corps extérieurs d'agir sur notre appareil optique, présentent généralement des différences multiples réunies en un petit espace. Reconnaître ces différences constitue l'acte fondamental de la vue, et nous devrons donc nous attendre à ce que l'appareil optique satisfasse à deux exigences : premièrement, les éléments sensitifs optiques devront être représentés dans la surface sensitive périphérique par un arrangement permettant qu'un grand nombre d'excitations, quantitativement, qualitativement et localement différentes, naissent sur un petit espace; secondement, une image nette des objets extérieurs devra se former sur la surface sensitive optique. La première exigence est satisfaite par la disposition en mosaïque que les terminaisons sensibles à la lumière présentent dans le fond de l'œil; la seconde, par la nature des parties transparentes du globe oculaire qui constituent un système optique à la manière d'une chambre obscure.

L'essentiel de la disposition anatomique de l'œil peut se résumer comme suit : chaque globe oculaire constitue un corps à peu près sphérique, d'une élasticité rebondissante, où nous distinguons un contenu et une paroi. La paroi est constituée par trois couches : la tunique sclérotieale, la tunique uvéale et la tunique rétinienne.

La tunique scléroticale ou membrane dure de l'œil est la plus extérieure; elle est formée par les membranes cornéennes, opaque et transparente. Cette membrane dure, fortement tendue sur le contenu, confère au globe oculaire sa fixité. La cornée transparente forme la partie antérieure du globe oculaire, sous le nom tout court de cornée. Le segment postérieur, de loin le plus grand, est encore visible en partie dans la fente palpébrale; il est blanc, faiblement transparent et est appelé κατ᾽ἐξοχήν sclérotique. La courbure de la cornée est notablement plus forte que celle de la sclérotique. Le milieu de la cornée est désigné comme pôle antérieur du globe oculaire. Par là sont établis ce qu'on doit appeler l'axe, le méridien et l'équateur, en conservant l'analogie avec la sphère terrestre.



22.

La seconde couche, la tunique uvéale, possède un très grand nombre de vaisseaux, spécialement dans sa partie interne, c'est-à-dire dans celle tournée vers le centre du globe oculaire; elle est fortement pigmentée en noir; la tunique uvéale est appliquée intimement contre toute la sclérotique, sur laquelle elle peut toutefois glisser, portant en ce point le nom de choroïde. A la limite de la cornée et de la sclérotique, la choroïde présente une forte coalescence avec la sclérotique; plus en avant, la seconde couche ne reste pas en contact avec la première; elle se continue plutôt avec le rayon de courbure

de la sclérotique, et ainsi naît, entre elle et la cornée, un espace libre appelé chambre antérieure de l'œil. La partie libre de la tunique uvéale, l'iris, présente en son milieu un trou rond, appelé pupille. Cette dernière est entourée de fibres musculaires lisses dont le raccourcissement la rétrécit, et dont l'ensemble forme ce qu'on appelle le muscle circulaire de l'iris ou le sphincter de la pupille. Les fibres musculaires de l'iris qui auraient une action antagoniste à celle du muscle circulaire devraient avoir une direction radiale. On a affirmé, mais non démontré, l'existence d'un système de tels faisceaux de fibres, dont l'ensemble pourrait être envisagé comme un dilatateur de la pupille ; toutefois des faisceaux de fibres rayonnent régulièrement de la périphérie du sphincter, mais ils n'atteignent pas le bord d'attache de l'iris ; en outre, ils sont très peu développés chez l'homme.

La partie antérieure de la choroïde s'épaissit au voisinage de l'iris et forme ce qu'on appelle le corps ciliaire ; de cette base épaissie s'élèvent environ 80 saillies en forme de plis vers l'intérieur de l'œil ; ces procès ciliaires sont le plus élevés en avant et s'inclinent dans la direction méridionale vers l'équateur de l'œil. Au point de soudure circulaire entre la sclérotique, la cornée et l'uvéa naissent des fibres musculaires lisses qui rayonnent dans la choroïde suivant la direction des méridiens de l'œil, formant ce qu'on appelle le muscle tenseur de la choroïde.

La troisième couche de la paroi du globe oculaire, la tunique rétinienne, est appliquée intimement à la face interne de l'uvéa et contient dans sa partie postérieure, jusqu'au voisinage de l'équateur, les ramifications des fibres optiques avec leurs organes terminaux. Dans la moitié antérieure de l'œil elle n'est représentée que par une simple lamelle sans structure.

L'intérieur du globe oculaire est occupé par le corps vitré, le cristallin et l'humeur aqueuse.

La lentille du cristallin est un corps élastique, transparent, ayant une configuration d'équilibre propre ; elle est délimitée en avant et en arrière par un segment de sphère, dont l'antérieur possède un rayon de courbure notablement plus grand que le postérieur. Le pouvoir de réfraction de la substance du cristallin est plus fort que celui de l'eau et augmente de la périphérie de la lentille jusqu'à son noyau. Le corps de la lentille présente une structure fibreuse, due à des fibres disposées en couches concentriques dans une direction radiaire très régulière ; il est délimité de tous côtés par une membrane solide très élastique, appelée capsule du cristallin. Une membrane se détache des faces antérieure et postérieure de la capsule du cristallin, dans le voisinage

de la périphérie : ces deux membranes convergent vers la partie ciliaire de la rétine et se soudent avec elle ; à cause de leur signification physiologique, on les considère comme deux feuillets d'un ligament nommé ligament suspenseur du cristallin. On peut encore se représenter ce ligament comme provenant du dédoublement de la couche délimitante interne de la rétine, c'est-à-dire, de la membrane hyaloïde. Le feuillet antérieur, qui est le plus développé, suit les enfoncements et les élévations des processus ciliaires, et s'étend de ces derniers sur la capsule lenticulaire antérieure en formant la zonule de Zinn ; le feuillet postérieur se détache de la face plus unie des processus ciliaires, se continue sur la face antérieure du corps vitré et arrive ainsi sur la capsule postérieure du cristallin. L'espace annulaire à section trilatérale, compris entre les deux feuillets du ligament suspenseur et le cristallin, s'appelle canal de Petit; l'espace compris entre la zonule de Zinn et l'iris constitue la chambre postérieure de l'œil. La membrane hyaloïde est soudée solidement à l'uvéa, de sorte qu'elle suit tous les mouvements imprimés à cette dernière par le tenseur de la choroïde.

La plus grande partie du contenu de l'œil est constituée par le corps vitré, une masse transparente de consistance gélatineuse, qui est entourée par une très mince membrane propre, et occupe tout l'espace compris entre le cristallin, le feuillet postérieur du ligament suspenseur et la rétine ; la surface qui délimite la capsule cristalline postérieure du corps vitré forme l'excavation en assiette. L'humeur aqueuse est un liquide clair comme de l'eau, avec un contenu faiblement salin, qui remplit les espaces compris entre les formations précédemment décrites, c'est-à-dire, la chambre antérieure, la chambre postérieure et le canal de Petit.

Le système dioptrique de l'œil est formé par la cornée, dont la face antérieure est toujours lubrifiée par le liquide lacrymal, puis par l'humeur aqueuse de la chambre antérieure, par le cristallin et par le corps vitré ; la rétine constitue l'écran sur lequel l'image se forme, et l'iris représente un diaphragme.

Au point de vue physique on peut caractériser le système dioptrique de l'œil en disant qu'il constitue un système centré de surfaces de séparation sphériques, situées dans des milieux différemment réfringents, et exerçant une action collective.

Un système dioptrique convergent peut projeter sur un de ses côtés les images réelles des objets situés de l'autre côté de ce système ; les relations entre la position des images et la position des objets présentent un intérêt particulier. Pour s'en faire une idée dans l'œil il faut considérer d'abord un système plus simple.

Le cas le plus simple de ce genre qu'on puisse imaginer serait réalisé, si nous avions devant nous deux milieux d'une étendue quelconque, possédant un indice différent de réfraction et séparés l'un de l'autre par une surface sphérique. Admettons que la convexité du segment sphérique délimitant regarde à gauche et que de ce côté se trouve le milieu le moins réfringent, par exemple l'air, et, du côté droit, le milieu le plus réfringent, par exemple du verre. Admettons que le segment sphérique considéré soit symétrique par rapport à une ligne horizontale, passant par le point central de la sphère, ligne qu'on appelle l'axe du système. Les rayons qui passent d'un milieu dans l'autre modifient par le fait même leur direction ; ils sont réfractés. Considérons seulement les rayons qui forment un petit angle avec l'axe ; alors s'applique, pour la réfraction, cette loi, que des faisceaux de rayons qui sont homocentriques sur l'un des côtés de la surface sphérique délimitante, le restent aussi sur l'autre côté. Les rayons sont homocentriques quand ils se coupent en un point : le point de section des rayons d'un faisceau homocentrique s'appelle le centre de ce faisceau. Chaque point d'un objet à projeter représente le centre d'un faisceau de rayons divergents et s'appelle le point objectif. Le faisceau de rayons qui part du point objectif en divergeant et rencontre la surface délimitante, est rendu par la réfraetion, ou bien convergent, ou bien moins divergent. Dans le premier eas, on parle d'une aetion collective du système; le centre où les rayons du faisceau convergent est situé de l'autre côté de la surface délimitante, et s'appelle foyer ou point réel de l'image, réel parce qu'on peut le faire apparaître comme un point lumineux sur un écran réfléchissant la lumière d'une manière diffuse. Dans le second cas, le point de l'image est situé du même côté de la surface délimitante que le point objectif; il n'est pas réel, e'est-à-dire on ne peut pas le faire apparaître sur un écran ; il n'existe plutôt que dans la représentation, comme point de seetion des rayons supposés prolongés en arrière, et s'appelle le point virtuel de l'image.

La condition que les rayons à prendre en considération ne forment avant et après la réfraction qu'un petit angle avec l'axe du système, se trouve remplie lorsque, d'une part, le segment sphérique n'est transparent que sur une petite étendue voisine de l'axe, et lorsque, d'autre part, les lignes tirées de la périphérie de l'objet à projeter vers le centre de la sphère forment un petit angle avec l'axe, c'est-à-dire, lorsque les points eux-mêmes à projeter ne sont pas éloignés de l'axe, et d'autant moins éloignés que la distance du système optique est plus petite. Dans ce cas les propositions suivantes sont applicables :

Chaque point de l'image se trouve sur la ligne qui relie le point objectif en question et le centre de la sphère ; cette ligne s'appelle axe secondaire ou ligne directriee du faisceau de rayons.

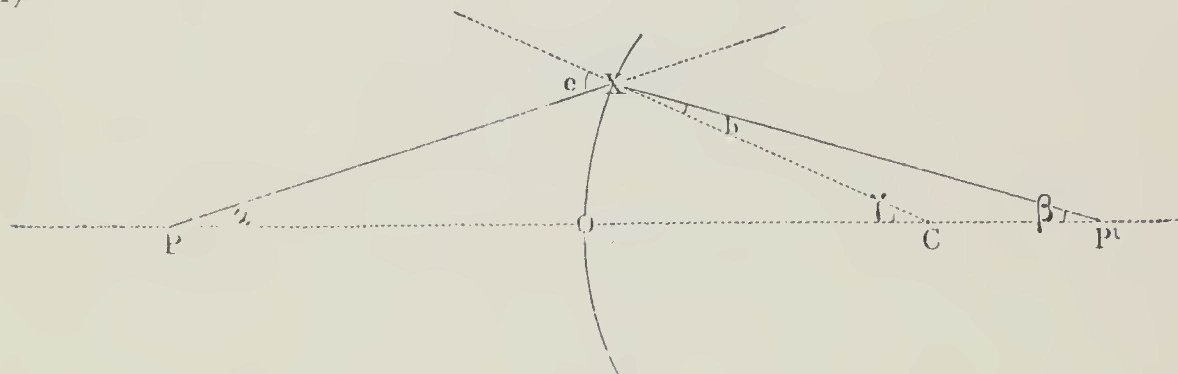
La distance mesurée sur la ligne directrice entre le point de l'image et la surface réfringente (p') ne dépend, en dehors du rayon de la sphère (r) et de l'indice de réfraction (n) du verre, que de la distance mesurée sur la ligne directrice entre le point de l'objet et la surface délimitante (p).

Quand on prend p, p' et r positif en partant de la surface de séparation, on obtient l'équation :

$$\frac{n-1}{r} = \frac{1}{p} + \frac{n}{p'} (1)$$

Du fait que p' ne dépend, en dehors des constantes des deux milieux (n et r), que de p, il suit qu'un système de points objectifs qui se trouve à une distance égale de la section sphérique réfringente, qui se trouve donc sur une

(1)



23.

Explication : POP' axe du système ; OX surface sphérique délimitante, dont C est le centre ; P point objectif, P' point d'image, PX rayon incident ; XP' rayon réfracté ; CX perpendiculaire ; c angle d'incidence ; b angle de réfraction ; γ angle central ; α angle du rayon incident avec l'axe, β idem du rayon réfracté.

$$OP = p \quad OC = r \quad OP' = p'$$

D'après la loi de réfraction : $\frac{\sin c}{\sin b} = n$

et quand c et b sont suffisamment petits : $\frac{c}{b} = n$

ou ce qui revient à : $c = nb$ (1).

Comme angle opposé : $c = \alpha + \gamma$

$$\gamma = \beta + b$$

ou ce qui revient au même : $b = \gamma - \beta$

En remplaçant dans (1), b par $\gamma - \beta$ et c par $\alpha + \gamma$, nous avons :

$$\alpha + \gamma = n(\gamma - \beta)$$

ce qui revient à : $\gamma(n-1) = \alpha + n\beta$ (2)

Quand OX est suffisamment petit, on a : $\operatorname{tg} \alpha = \frac{OX}{p}$; $\operatorname{tg} \beta = \frac{OX}{p'}$; $\operatorname{tg} \gamma = \frac{OX}{r}$

et quand α, β et γ sont suffisamment petits : $\alpha = \frac{OX}{p}$; $\beta = \frac{OX}{p'}$; $\gamma = \frac{OX}{r}$.

En introduisant ces valeurs dans (2), on a : $\frac{OX}{r}(n-1) = \frac{OX}{p} + n\frac{OX}{p'}$

ou ce qui revient à : $\frac{n-1}{r} = \frac{1}{p} + \frac{n}{p'}$.

surface sphérique concentrique à la surface réfringente, possède un système de points d'images qui sont également tous à la même distance de la section sphérique réfringente, par conséquent qui se trouvent également sur une surface sphérique concentrique à cette même surface réfringente. Un système de points objectifs représente l'objet, et le système correspondant des points d'images constitue l'image de cet objet; par conséquent, si un objet se trouve sur une surface sphérique, concentrique à la surface réfringente, son image tout entière se trouve également sur une même surface. On voit directement que l'image et l'objet sont géométriquement analogues entre eux et que cette dimension de l'image se comporte vis-à-vis de la dimension correspondante de l'objet, d'une part comme la distance de l'image, et d'autre part comme celle de l'objet à la surface réfringente. Ces relations s'appliquent encore, avec une exactitude suffisante à notre but, quand les points objectifs se trouvent dans un plan perpendiculaire à l'axe, dans lequel cas on peut considérer également l'image comme plane. Au lieu de mesurer les longueurs de p, p' et r à partir de la surface sphérique de séparation, on peut le faire également à partir d'un plan élevé perpendiculairement sur l'axe au sommet de cette surface.

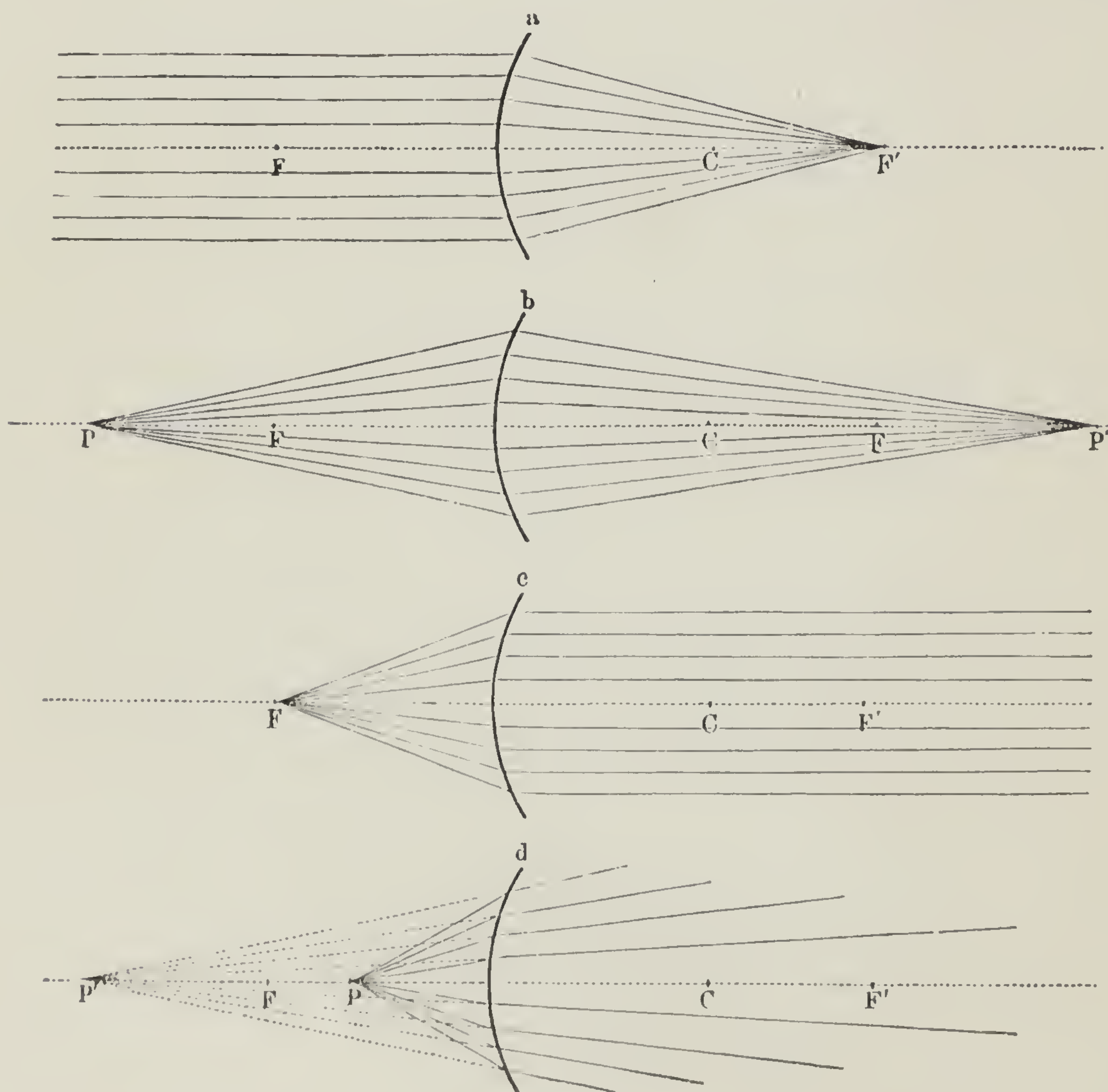
On peut donner au rapport entre les distances de l'objet et de l'image une forme plus simple, quand on introduit dans le raisonnement deux points privilégiés du système dont la position est déterminée, une fois pour toutes, par les constantes du système; ce sont les points focaux. Un point quelconque d'un objet qui est situé sur l'axe du système à une distance infinie émet un faisceau lumineux dont les rayons sont parallèles entre eux et parallèles à l'axe de la surface délimitante; après avoir pénétré dans le milieu réfringent, ils se réunissent en un point d'image situé sur l'axe, en arrière de la surface de séparation; ce point s'appelle le second point focal du système. Inversement il existe sur l'axe un point objectif dont les rayons sont rendus parallèles par la réfraction sur la surface délimitante et qui s'appelle le premier point focal. Les distances entre les points focaux et la surface délimitante constituent les distances focales (première distance focale f, seconde f''), et les plans élevés perpendiculairement à l'axe par les points focaux s'appellent plans focaux. Les distances focales s'obtiennent par la première formule comme fonction de r et n, quand on donne à p, respectivement à p', des valeurs infinies. De cette manière on obtient les équations :

$$\frac{n-1}{r} = \frac{1}{f} ; \frac{n-1}{r} = \frac{n}{f''} ; \; n = \frac{f''}{f} ; \; r = f\,(n-1).$$

En utilisant ces dernières équations, nous pouvons éliminer n et r de l'équation (1) et y introduire f et f''; nous obtenons donc :

$$1 = \frac{f}{p} + \frac{f'}{p'} \quad (2)$$

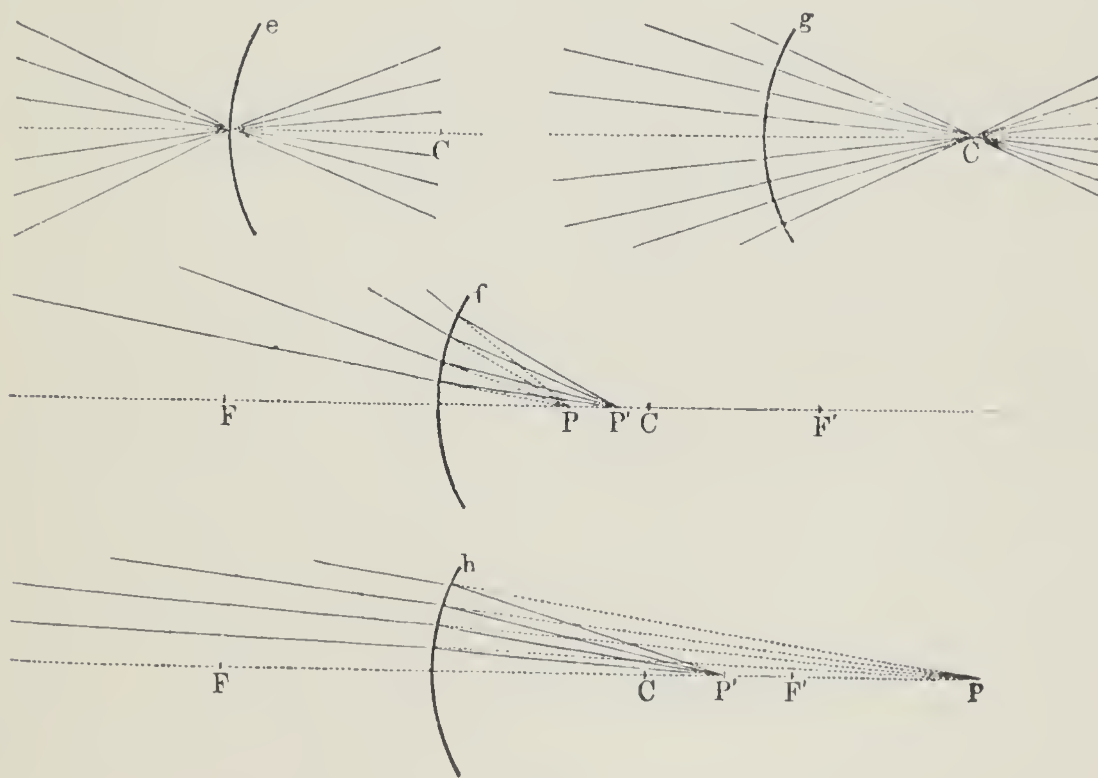
Par conséquent, f et f' sont positifs dans un système tel que celui qui a servi de base à notre raisonnement et dans lequel la surface délimitante tourne sa surfaee convexe vers le milieu le moins réfringent; la formule (2) appliquée à un tel système, appelé système collectif, indique qu'à ehaque objet fini, dont la distance p est plus grande que f, correspond une image réelle dont la distance p' est plus grande que f'. On peut encore déduire de la formule la proposition suivante : quand on laisse un point objectif se rapprocher d'une distance très grande vers le premier plan focal avec une vitesse constante, le point de l'image se déplaee du second plan focal dans la même direction, d'abord très lentement, puis de plus en plus vite jusqu'à ce qu'il atteigne, avec une vitesse infiniment grande, la distance infinie au moment où le point objectif arrive dans le premier plan focal. C'est ce qui se reconnaît par l'inspection des eonstructions a — c de la figure 24. Rien n'empêche de laisser un point objeetif réel se déplaeer au-delà



24.

du premier plan focal jusqu'à la surface limitante (fig. 24, d) ; le point de l'image n'est plus réel pendant cet intervalle (p' est négatif); les rayons du faisceau lumineux sont dirigés plutôt dans le second milieu comme s'ils provenaient d'un point situé à une plus grande distance que le point objectif : ce point s'appelle point virtuel d'image. Pendant que le point objectif se meut du premier plan focal jusqu'à la surface limitante, le point virtuel apparaissant à une distance infinie court derrière lui et l'atteint dans la surface limitante.

Dans ces considérations nous avions admis jusqu'ici que le point objectif est un point émettant réellement de la lumière ; les rayons qui partent de ce point touchaient la surface limitante en ce qu'ils étaient d'abord parallèles entre eux, puis divergeaient de plus en plus. La surface limitante peut dans cette même direction, non seulement être atteinte par des rayons parallèles ou divergents, mais aussi par des rayons convergents homocentriques. Le centre d'un tel faisceau convergent qui atteint la surface limitante n'existe pas réellement, et on ne peut se le représenter que comme le point de section des rayons qu'on suppose prolongés au-delà de la surface limitante. Un pareil centre s'appelle



25.

point objectif virtuel, et on dit que le point objectif, quand il se déplace du premier milieu dans le second à travers la surface limitante, devient un point virtuel de réel qu'il était. Des rayons qui convergent de gauche dans un point de la surface limitante elle-même, point qu'on peut donc considérer

comme point objectif virtuel, continuent à se propager vers la droite, quoique avec une modification de direction (avec une divergence plus faible), comme s'ils provenaient de ce même point ; on peut donc aussi considérer ce point comme point virtuel d'image. C'est là ce qui justifie de dire, que la surface limitante est l'endroit de sa propre image (fig. 25, e).

Sur le trajet de la surface limitante jusqu'au centre de la sphère, le point de l'image redevenu réel précède le point objectif virtuel (fig. 25, f); par conséquent, dans ce domaine les rayons qui tombent en convergeant sur la surface limitante sont rendus moins convergents. Au centre de la sphère le point de l'image et celui de l'objet sont de nouveau ensemble (fig. 25, g) ; car tous les rayons qui tombent sur la surface limitante en direction radiaire passent, sans subir de réfraction, par le centre de la sphère. Le point central de la surface limitante sphérique est donc l'endroit de sa propre image. A partir de là le point objectif précède, à nouveau, le point d'image (fig. 25, h), d'abord avec une petite différence dans la vitesse, puis avec une différence qui devient de plus en plns grande, jusqu'à ce qu'enfin, au moment où le point objectif atteint la distance infinie, le point de l'image se trouve dans le second point focal et que l'état initial dont nous sommes parti se trouve ramené.

De cette étude découlent principalement les conclusions suivantes : par la réfraction subie dans la surface limitante indiquée, les rayons parallèles deviennent convergents ; les rayons qui divergent de gauche à droite deviennent convergents, parallèles ou moins divergents ; les rayons qui convergent de gauche à droite deviennent plus convergents quand ils convergent vers un point situé à droite du centre de la sphère ; ils sont dispersés par le système, en ce sens que les rayons convergents deviennent moins convergents, seulement dans le cas où le point vers lequel ils convergent se trouve situé entre le centre de la sphère et la surface limitante. Il faut, en outre, bien remarquer que le point de l'objet et celui de l'image sont réunis dans la surface limitante et dans le centre de la sphère.

Si nous nous représentons dans notre système que le second milieu ne s'étende pas à une distance quelconque, mais qu'il soit délimité contre un milieu différemment réfringent par une seconde surface limitante sphérique dont le point central serait situé sur le même axe, nous pouvons alors considérer toute image virtuelle ou réelle d'un objet quelconque, fournie par la première surface limitante, comme objet par rapport à la seconde surface limitante ; dès lors à l'image qui lui correspond nous pouvons appliquer les mêmes principes qu'à la première image (étant supposé que les deux distances focales de la seconde

surface limitante soient positives aussi). Nous pouvons nous représenter ce procédé répété un nombre quelconque de fois; mais ce serait très peu pratique et très peu simple. Quand il s'agit de systèmes de surfaces limitantes sphériques coaxiales entre des milieux différemment réfringents, on invoque plutôt les propriétés suivantes que possèdent de tels systèmes, mais que nous ne pouvons démontrer ici.

Tout système de ce genre possède un premier et un second plan focal principal. Dans le cas qui seul nous intéresse ici, c'est-à-dire, dans le cas où les distances focales de chacune des surfaces limitantes sont positives, le premier plan focal principal est situé en avant de la première surface limitante, le second plan focal principal est situé en arrière de la dernière surface limitante.

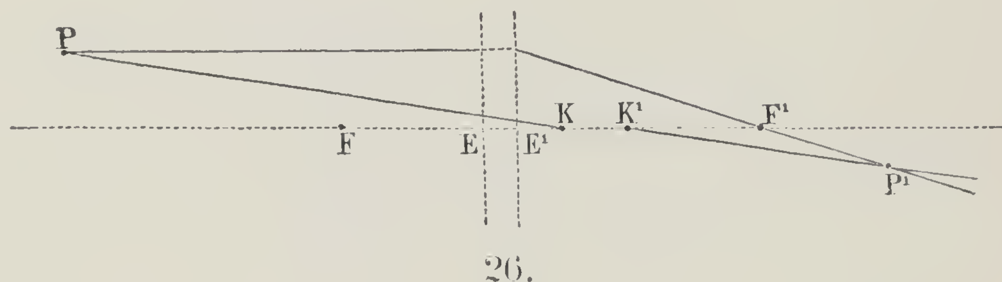
Les rayons qui partent d'un point quelconque situé dans le premier plan focal, à une distance pas trop grande de l'axe, deviennent parallèles quand ils sortent de la dernière surface limitante; les rayons parallèles et voisins de l'axe qui atteignent la première surface limitante se réunissent dans un point du second plan focal. Les distances focales du système ne se calculent pas à partir d'une des surfaces limitantes jusqu'au plan focal, mais bien à partir de deux plans perpendiculaires à l'axe, dont la position se détermine par les constantes du système, c'est-à-dire par tous les rayons de courbure, indices de réfraction et distances des sommets de courbure; ces plans sont appelés plans principaux du système (E et E'); la première distance focale principale (F) se mesure à partir du premier plan principal jusqu'au premier plan focal principal, et la seconde distance focale principale (F') à partir du second plan principal jusqu'au second plan focal principal. Les distances focales principales sont déterminées par les constantes du système; quand on mesure les distances de l'objet (P) ainsi que les distances correspondantes de l'image (P') à partir des plans principaux, alors s'applique à nouveau l'équation

$$1 = \frac{F}{P} + \frac{F'}{P'}.$$

De même que dans un système avec une seule surface limitante, cette dernière surface est l'endroit de sa propre image, de même chacun des deux plans principaux d'un système composé est l'image de l'autre plan principal. D'une manière analogue, au lieu du point central de la sphère d'un système simple, il existe dans un système composé une couple de points; ces points dont la position est déterminée également par les constantes du système s'appellent premier et second point nodal (K et K'), et sont situés sur l'axe du système.

Le rayon directeur d'un faisceau de rayons homocentriques qui traversent le système constitue la ligne qui relie le centre du faisceau avec le premier point nodal ; le point d'image qui correspond à ce centre se trouve sur une ligne passant par le second point nodal, parallèle au rayon directeur et derrière le second plan principal à une distance qui est déterminée par l'équation ci-dessus.

Veut-on, dans un système composé ayant les propriétés supposées plus haut, déterminer par construction le point d'image qui correspond à un point d'objet donné (après que les points et plans cardinaux ont été trouvés par le calcul), alors on procède de la manière suivante : du point objectif (P, fig. 26) on tire



26.

d'abord une parallèle à l'axe ; afin de connaître la direction d'un rayon, qui atteint le système composé dans la direction de cette parallèle, au moment où il sort de la dernière surface limitante, sans se soucier de ses modifications réelles de direction à l'intérieur du système, il faut, puisque les deux plans principaux ont pris la place de toutes les surfaces limitantes réelles, que le rayon conserve sa direction primitive jusqu'au premier plan principal (E), et comme le second plan principal constitue l'image du premier, il s'en suit qu'un rayon parallèle à l'axe atteint également le second plan principal (E') à la même distance de l'axe que le premier. Tous les rayons qui atteignent le système de gauche à droite, et qui sont parallèles entre eux et parallèles à l'axe, passent par le second point focal principal. Par conséquent, le rayon considéré abandonne le système par la droite qui relie son point de section par le second plan principal avec le second point focal principal (F'). Le rayon directeur du faisceau lumineux qui part du point objectif considéré atteint le premier point nodal, et continue par le second point nodal, parallèlement à sa première direction ; car le second point nodal est l'image du premier point nodal. Là où le rayon directeur ainsi prolongé coupe le premier rayon passant par le second point focal principal, se trouve le point d'image P' ; car là où deux rayons d'un faisceau homocentrique se coupent, tous les autres rayons se coupent également.

L'appareil dioptrique de l'œil constitue un système centré de surfaces sphé-

riques qui limitent des milieux différemment réfringents ; les surfaces limitantes sont les faces antérieure et postérieure de la cornée, les faces antérieure et postérieure du cristallin ; mais en fait, la surface postérieure de la cornée est à retrancher, parce que les indices de réfraction de l'humeur aqueuse et de la cornée sont approximativement les mêmes. La surface antérieure de la cornée n'est pas directement en contact avec l'air, car elle est revêtue d'une couche capillaire de liquide lacrymal; seulement on ne doit pas non plus tenir compte de cette dernière, car le liquide lacrymal possède également le même pouvoir de réfraction que la cornée et l'humeur aqueuse. Par conséquent, les milieux et les surfaces limitantes dont on doit réellement tenir compte sont l'air, la surface antérieure de la cornée, l'humeur aqueuse, la surface antérieure du cristallin, la substance du cristallin, la surface postérieure du cristallin, le corps vitré.

Jusqu'ici on ne possède pas de méthode qui permette de déterminer dans l'œil vivant les indices de réfraction de ses milieux transparents. Sur le cadavre l'étude du pouvoir de réfraction de l'humeur aqueuse (y compris celle de la cornée et du liquide lacrymal) et du corps vitré ne rencontre aucune difficulté, puisque ces milieux peuvent être considérés comme optiquement homogènes ; il en est tout autrement pour la lentille du cristallin, dont le pouvoir de réfraction augmente continuellement et notablement depuis les couches périphériques jusqu'au noyau. En combinant un grand nombre de mesures faites sur le cristallin de l'homme on trouve que l'indice de réfraction des couches périphériques du cristallin est en moyenne 1,4053, celui des couches intermédiaires 1,4294 et celui du noyau 1,4541. Veut-on, pour simplifier les considérations, mettre à la place du cristallin avec ses différentes couches une lentille homogène ayant même forme et même pouvoir de réfraction, ce qui est permis quand on exclut les rayons avec angle d'incidence trop grand, on ne prendra pas une lentille homogène dont l'indice de réfraction représenterait seulement la valeur moyenne des indices de réfraction des différentes couches du cristallin ; ce qu'on appelle l'*indice total du cristallin* est plutôt encore un peu supérieur à l'indice de son noyau, c'est-à-dire, que l'ensemble des couches concentriques du cristallin réfracte la lumière plus qu'une lentille homogène dont la substance posséderait l'indice du noyau. La raison en peut être démontrée mathématiquement, mais non à l'aide des méthodes élémentaires. L'indice total du cristallin de l'homme, le seul qui nous occupe ici, a été déterminé en mesurant la position des plans focaux sur les cristallins de cadavres aussi frais que possible, et en calculant l'indice de réfraction d'une lentille homogène, de forme identique, qui donnerait à cette lentille le même pouvoir de réfraction.

On peut déterminer sur l'œil vivant la position et la forme des surfaces limitantes; on utilise à cet effet l'image réfléchie, connue de tout le monde, que forment les objets extérieurs sur la face antérieure de la cornée, et les images analogues projetées par les faces antérieure et postérieure du cristallin, ces dernières constituant les *images de Sanson-Purkinje.* Pour déterminer le rayon de courbure de la cornée, on mesure la grandeur de l'image cornéenne d'un objet dont la grandeur et la distance sont connues. D'après les simples lois de la catoptrie on déduit de ces trois grandeurs, par le calcul, le rayon de courbure. Quand on mesure l'image cornéenne, le mouvement irrésistible de l'œil observé provoque une difficulté analogue à celle qui se présente quand on mesure la hauteur du soleil à bord d'un navire. De même que dans ce dernier cas on surmonte la difficulté par l'emploi de secteurs de miroir, de même on opère d'une manière analogue sur l'œil à l'aide de l'appareil nommé ophthalmomètre.

Pour observer les images de Sanson-Purkinje, on se sert du dispositif suivant : au même niveau que l'œil à observer et à une distance de quelques décimètres, on place la flamme bien éclairante d'une bougie; puis à une distance plus grande, un signe à fixer. L'angle formé par la ligne optique de l'œil observé et la ligne qui le relie avec la flamme de la bougie peut être d'environ 35 degrés; afin d'éviter d'être incommodé par les réflexes lumineux il faut donner à la flamme de la bougie un fond noir. L'observateur place ensuite son œil à la distance voulue pour la vision nette, au même niveau que l'œil observé, et regarde dans la direction où sa ligne optique forme de l'autre côté environ le même angle que la direction de la flamme avec l'œil observé. Par quelques petits déplacements de son œil autour de ce point, l'observateur découvre alors les trois images, et cela dans l'ordre indiqué par la figure 27, quand il a la flamme de la bougie à sa gauche. Le disque noir représenterait la pupille de l'œil observé. L'image réfléchie a, fournie par la cornée ne doit pas apparaître nécessairement dans le champ de la pupille, mais elle le fera généralement avec le dispositif décrit ci-dessus; les images de Sanson-Purkinje, au contraire, s'observent, ou bien dans le champ de la pupille, ou pas du tout; b est l'image réfléchie engendrée par la face antérieure du cristallin; comme l'image cornéenne elle est droite, mais son intensité est bien moins grande et ses contours sont moins nets; dans cette image encore on reconnaît à peu près la forme de la flamme, et l'on constate qu'elle est de loin plus grande



27.

que la cornéenne; quand l'observateur imprime à son propre œil un léger déplacement, elle modifie notablement sa position dans le champ pupillaire dans le même sens que le mouvement de l'œil qui observe : d'où l'on peut conclure que l'endroit de formation de cette image est situé assez loin en arrière de la pupille (de 8 à 12 millimètres).

La troisième image, c, est redevable de sa formation à l'action réfléchissante de la face postérieure du cristallin; elle est notablement moins claire et plus petite que la cornéenne. Elle constitue l'image réelle d'un miroir concave et elle est par conséquent renversée; comme elle se déplace moins quand l'œil de l'observateur se meut, on peut en conclure que l'endroit de sa formation se trouve très peu en arrière du plan de la pupille (environ 1 millimètre). Ajoutons encore qu'on a décrit dans ces derniers temps une 4e image qui doit son origine à la réflexion sur la face antérieure de la chambre antérieure.

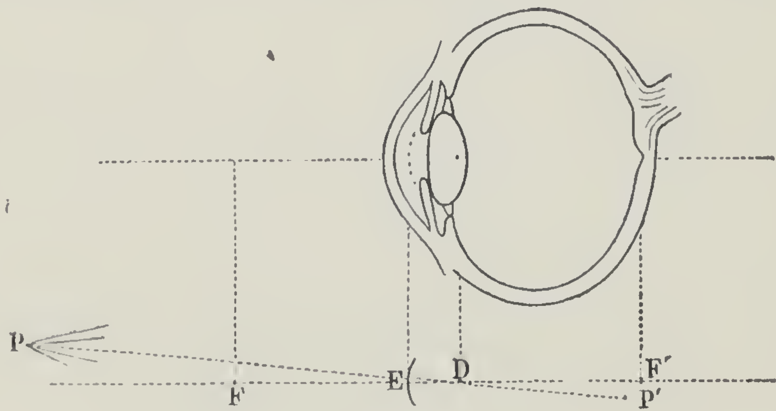
Quand on institue des mensurations exactes pendant ces observations, on obtient des grandeurs qui peuvent servir de base pour calculer la position et la forme des surfaces limitantes; cependant comme il n'est nullement possible d'obtenir exactement toutes les constantes dioptriques d'un œil vivant déterminé, on prend comme base un système de valeurs, en chiffre rond, tel qu'il se rencontre dans la limite des oscillations individuelles et normales. L'œil qu'on s'imagine représenter ce système de valeurs s'appelle l'*œil schématique;* les valeurs elles-mêmes sont les suivantes :

Indice de réfraction de l'air	1
» » de l'humeur aqueuse	103/77
» » de la substance du cristallin	16/11
» » du corps vitré	103/77
Rayon de courbure de la cornée	8 Mm
» » de la surface antérieure du cristallin . . .	10
» » de la surface postérieure du cristallin . . .	6
Distance entre le sommet antérieur du cristallin et le sommet de la cornée	3,7
Distance entre les sommets postérieur et antérieur du cristallin .	3,6

A l'aide des constantes dioptriques de l'œil schématique on obtient, par le calcul, la position des plans et des points cardinaux de cet œil par rapport au sommet de la cornée; la distance mesurée à partir de ce point vers l'intérieur de l'œil est marquée positive, négative pour la direction opposée.

Premier plan focal	. . . . . .	— 12,92 Mm
» plan principal	. . . . .	+ 1,91 »
Second » »	. . . . .	+ 2,36 »
Premier point nodal	. . . . . .	+ 6,96 »
Second » »	. . . . . .	+ 7,37 »
Second plan focal	. . . .	+ 22,23 »

Il s'ensuit que la première distance focale (F) équivaut à 12,92 + 1,94 = 14,86 Mm, que la seconde distance focale principale (F′) équivaut à 22,23 — 2,36 = 19,87 Mm. On voit, en outre, que les deux plans principaux et les deux points nodaux sont tellement voisins dans l'œil qu'on peut, sans inexactitude notable, les fusionner dans un plan principal et un point nodal ; ce qui veut dire qu'on peut mesurer les distances de l'objet et de l'image (P, P′) à partir d'un seul et même plan perpendiculaire à l'axe (E) et situé environ à 2,15 Mm. en arrière du sommet de la cornée, et que chaque rayon incident, qui se dirige vers un point de l'axe situé environ à 7,17 Mm. en arrière du sommet de la cornée, se continue comme rayon réfracté dans le corps vitré suivant son propre prolongement ; par conséquent, le rayon directeur du point de l'image se fusionne sensiblement dans l'œil avec le rayon directeur du point de l'objet. Aussi le point qui sur l'axe résulte de la fusion des deux points nodaux s'appelle *point d'entrecroisement des rayons directeurs* (D dans la figure 28).



28.

Du fait que les deux plans principaux, ainsi que les deux points nodaux, se fusionnent presque dans l'œil, il résulte encore que tout l'appareil dioptrique de cet œil produit le même effet que celui qui serait obtenu par une surface limitante sphérique unique dont le sommet serait situé à 2,15 Mm. et le centre à 7,17 Mm. en arrière de la cornée, dont le rayon équivaudrait donc à 5,02 Mm., et qui séparerait directement l'air d'un milieu ayant un indice de réfraction

déterminé. Cet appareil optique plus simple, appelé l'*œil réduit*, est optiquement équivalent à l'appareil effectivement réfringent de l'œil, c'est-à-dire, qu'il projette aux mêmes endroits les points de l'image des mêmes points de l'objet, du moins pour autant que l'on considère des points objectifs qui ne sont pas situés trop loin de l'axe.

La rétine, étendue dans le fond de l'œil, est disposée de telle manière qu'elle nous permet de percevoir nettement les objets quand chacun de ses points ne reçoit de la lumière que d'un point déterminé de l'objet, c'est-à-dire, quand à chaque point de l'objet correspond sur la rétine un point d'image net. Nous verrons plus loin avec détail sur quoi repose cette disposition de la rétine. Dans l'œil schématique cette condition est remplie pour des objets situés à l'infini (pour autant que les droites qui relient les points périphériques des objets avec le point d'intersection des rayons directeurs ne forment avec l'axe de l'œil qu'un petit angle), quand la rétine se fusionne avec le second plan focal principal. C'est ce qui existe dans la plupart des cas pour la zone polaire de la rétine où se trouve la tache jaune spécialement appropriée pour la vision nette; car, dans l'œil normal, la distance du sommet postérieur de la surface scléroticale externe au sommet de la cornée équivaut à 24 mm. environ, tandis que le second plan focal principal de l'œil schématique se trouve à 22,23 mm. en arrière du sommet de la cornée. Il faudrait donc attribuer à l'épaisseur de la sclérotique et de la choroïde une valeur (apparemment exacte) de 1,73 mm. pour que la tache jaune soit fusionnée avec le plan focal postérieur. Cette donnée sert de base au dessin (fig. 28) où F et F' représentent les points de section des plans focaux principaux par l'axe, D le point d'entrecroisement des rayons directeurs et E le point d'intersection de l'axe et des plans focaux principaux fusionnés. L'arc de cercle ponctué indique la surface limitante unique de l'œil réduit.

La fusion de la zone polaire de la rétine avec le plan focal postérieur est considérée comme la propriété normale proprement dite de l'œil, et on appelle œil emmétrope celui où elle existe. Dans une application stricte on devrait s'attendre à ce que l'œil emmétrope ainsi défini ne puisse voir nettement que les objets situés à l'infini, tels par exemple, les étoiles; pour tous les objets plus rapprochés le plan de l'image se porte en arrière de la rétine. La conséquence à déduire c'est que les faisceaux de rayons émis par chacun des points de l'objet ne sectionnent pas la rétine chacun par un point, mais l'atteignent chacun par un cercle; chacun de ces cercles, cercles de divergence, correspond à la section de la rétine par un cône dont le sommet est situé au point de l'image et dont la base est constituée par la pupille. Les cercles de divergence

doivent être d'autant plus grands que le plan de l'image est situé plus en arrière de la rétine et que le diamètre de la pupille est plus grand. On peut calculer facilement pour l'œil emmétrope les relations entre le diamètre du cercle de divergence et les distances de l'objet ; si on exécute ce calcul on trouve d'abord que le diamètre du cercle de divergence augmente très lentement quand l'objet se rapproche de l'infini jusqu'à une distance d'environ 10 mètres, et qu'alors seulement ce diamètre atteint environ 6 μ., de sorte qu'il peut encore être considéré approximativement comme un point. Quand l'objet se rapproche davantage, le diamètre du cercle de divergence s'accroît environ dans la même proportion que la distance de l'objet diminue ; pour un éloignement de un décimètre et demi, il équivaut environ à 1/3 de Mm. c'est-à-dire, à une valeur relativement très considérable. Afin de rendre bien clair l'effet du cercle de divergence sur la vision nette, on peut se représenter que deux points voisins d'un objet émettent de la lumière différemment colorée, soit du rouge et du bleu; si le plan de l'image se confond avec la rétine, les points voisins correspondants de la rétine ne reçoivent, de l'un des points objectifs, que de la lumière rouge, de l'autre que de la lumière bleue ; on verra un point rouge et un point bleu. Au contraire, si le plan de l'image ne se fusionne pas avec la rétine, deux cercles de divergence existeront, un cercle rouge et un cercle bleu, qui se réuniront partiellement, et on arrivera à voir un champ dont les bords présenteront une coloration pure et différente, le reste offrant un mélange de couleurs.

L'influence exercée par le diamètre pupillaire sur l'étendue et sur l'effet des cercles de divergence peut être rendue manifeste par l'*expérience de Scheiner* : on pique, à l'aide d'une épingle, deux trous dans une carte à une distance plus petite que la longueur du diamètre de la pupille ; on tient cette carte près d'un œil et l'on regarde par les deux trous un petit objet tenu dans le voisinage de l'œil, par exemple une épingle. Tandis que l'épingle, placée à la même distance et considérée à l'œil nu, apparait avec des contours effacés, on voit, à travers la carte, deux épingles moins claires mais à contours plus nets. En intercalant la carte on a, jusqu'à un certain point, mis à la place d'une pupille deux autres ayant un diamètre beaucoup plus petit ; ainsi on a pris dans le faisceau de lumière émis par les points de l'objet deux petits cônes dont les sections par la rétine, malgré l'éloignement de cette dernière par rapport aux points de l'image, sont assez petites pour agir comme points lumineux. Soit dit en passant, l'expérience de Scheiner nous met entre les mains un moyen pour décider si, dans un cas donné, la surface de l'image est située en arrière ou en avant de la rétine ; dans le premier cas l'image opposée disparaît quand on ferme l'un

des trous, c'est-à-dire que l'image inférieure disparait quand on ferme le trou supérieur; dans le deuxième cas c'est l'inverse qui se produit.

L'emmétropie constitue un cas particulier parmi les innombrables cas possibles dans lesquels le second plan focal se trouve en avant ou en arrière de la rétine. Les yeux pour lesquels le second plan focal se trouve en avant de la rétine s'appellent *myopes*, et ceux pour lesquels le second plan focal se trouve en arrière de la rétine s'appellent *hypermétropes*. Un œil dont le système dioptrique possède d'ailleurs les propriétés de l'œil schématique peut s'écarter de la forme sphérique à tel point que la distance entre les pôles postérieur et antérieur devient trop grande ou trop petite : les yeux trop longs sont myopes, les yeux trop courts sont hypermétropes. Toutefois la forme générale de l'œil étant normale, il se peut encore que la force réfringente du système dioptrique soit ou plus grande ou plus petite que dans l'œil schématique; dans le premier cas existe la myopie, dans le dernier cas l'hypermétropie.

Un œil myope ne verra pas distinctement les objets très éloignés; car leurs images se trouvent dans des plans focaux situés pour lui en avant de la rétine; au contraire, il existera pour chaque œil myope déterminé une distance finie où il verra distinctement; car quand nous approchons l'objet, de l'infini vers l'œil, l'image du second plan focal se porte en arrière et doit donc, pour une certaine position de l'objet, atteindre la rétine située en arrière du plan focal. Plus l'œil est myope, c'est-à-dire plus la rétine est située en arrière du plan focal, plus aussi devient petite la distance visuelle ou distance à laquelle se trouvent les objets vus distinctement : la valeur réciproque de la distance visuelle, c'est-à-dire l'unité de longueur divisée par la distance visuelle, constitue donc un chiffre qui peut servir, et sert effectivement de mesure pour la myopie.

Afin de mettre un œil myope en état de voir distinctement les objets situés à une distance grande ou infinie, les rayons parallèles ou trop faiblement divergents qui atteignent l'œil doivent être rendus divergents, comme s'ils partaient de points situés dans le plan de la distance visuelle; c'est ce qu'on obtient par des verres biconcaves de lunettes qui exercent une action divergente sur les rayons lumineux.

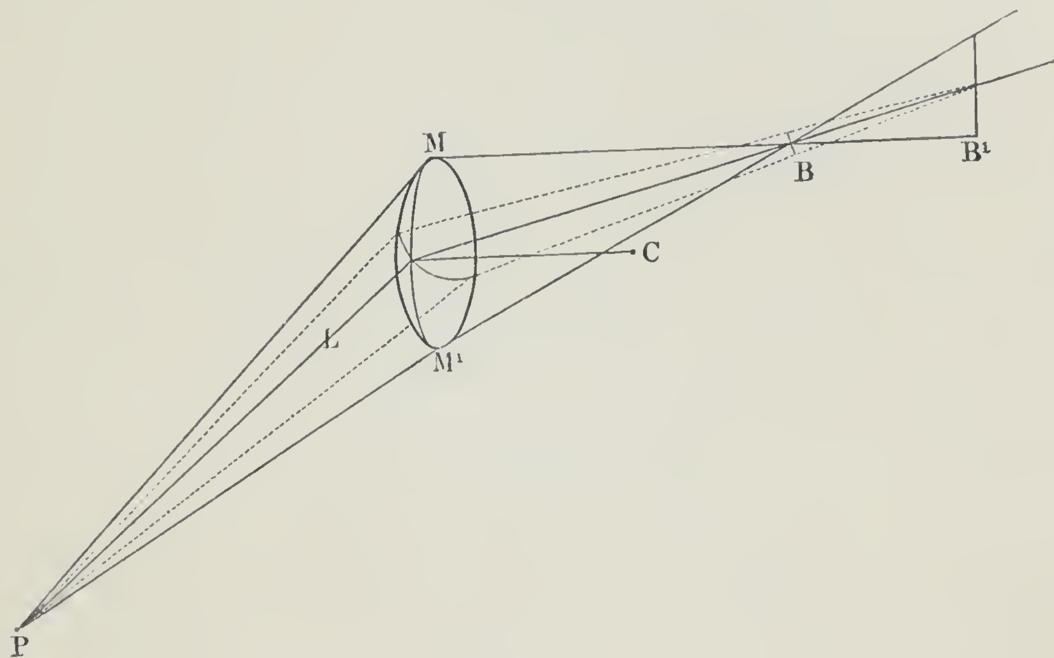
Comme il n'existe pas de points objectifs dont l'image se forme en avant du second plan focal, l'œil hypermétrope ne peut voir distinctement aucun objet réel situé à une distance finie ou infinie. Un faisceau de rayons qui devrait se réunir sur la rétine située en avant du second plan focal doit donc être déjà convergé quand il tombe dans l'œil : ce faisceau doit correspondre à un point objectif virtuel. Les faisceaux de rayons parallèles ou divergents sont rendus

convergents par les lentilles biconvexes des lunettes ; plus l'hypermétropie d'un œil est développée, plus les faisceaux de rayons doivent être rendus convergents pour que la vision distincte soit atteinte. Par conséquent, la valeur réciproque de la distance focale d'une lentille convexe qu'exige l'œil pour voir distinctement des objets éloignés peut servir, et sert en fait, comme mesure de l'hypermétropie.

L'exactitude des considérations dioptriques développées jusqu'ici reposait sur la double supposition, que les rayons directeurs des points objectifs atteignent l'axe de l'œil sous un petit angle, et qu'une petite partie seulement de la surface sphérique limitante se trouve atteinte par chacun des faisceaux de rayons. Cette dernière condition est satisfaite par l'œil dans toutes les circonstances, puisque l'iris avec sa pupille agit comme diaphragme et écarte, dans tout faisceau de rayons qui a franchi la cornée, une partie suffisamment grande des rayons les plus éloignés du rayon directeur (les rayons périphériques), de sorte que ces derniers ne peuvent plus atteindre la face antérieure du cristallin. Mais la première condition n'est pas remplie, en règle générale ; car la pupille laisse passer un faisceau de rayons, même quand son rayon directeur forme avec l'axe de l'œil un grand angle ; un tel faisceau de rayons s'appelle faisceau d'incidence oblique. En tout cas, l'exactitude de la projection des objets extérieurs ne possède de véritable valeur que pour la partie de la rétine qui avoisine l'axe de l'œil ; car la mosaïque des éléments sensoriels optiques est la plus fine en cet endroit, et nous amenons toujours l'axe de l'œil dans la direction des objets que nous voulons voir distinctement, c'est-à-dire, reconnaître par *vision directe*. Mais la rétine avec ses terminaisons nerveuses possède une étendue beaucoup plus grande que celle utilisée dans la vision directe, et pendant que nous voyons distinctement un objet déterminé, d'une étendue limitée, nous recevons connaissance de la présence d'objets situés latéralement à une grande distance et dont nous ne pouvons distinguer les particularités. Il faut donc que des images, quoique d'une excellence moins grande, se forment sur des parties de notre rétine situées latéralement à de grandes distances ; aussi nous faut-il rechercher ce que deviennent dans l'œil les faisceaux de rayons homocentriques à incidence plus ou moins oblique.

Quand des faisceaux de *rayons homocentriques à incidence oblique* ont traversé un système centré de surfaces sphériques qui délimitent des milieux différemment réfringents, en règle générale, ils ne redeviennent pas homocentriques. Prenons comme base de raisonnement un faisceau de rayons homocentriques qui atteint obliquement une section circulaire d'une surface limitante

sphérique; appelons rayon conducteur (L dans figure 29) celui qui passe par le centre du faisceau et le sommet de la surface limitante; le faisceau de rayons remplit un cône élevé obliquement sur la surface limitante circulaire; nous appelons plan méridional du faisceau (P M M_1) celui qui passe par le rayon conducteur et le rayon de courbure qui arrive au sommet de la surface



29.

limitante; le plan mené verticalement à ce dernier plan par le rayon conducteur s'appelle plan transversal, et les rayons du faisceau situés dans ce plan forment un pinceau que nous appelerons pinceau transversal. Ce pinceau est limité dans la figure 29 par les rayons représentés en lignes ponctuées. Les rayons du pinceau transversal se réunissent en un point situé sur le rayon conducteur réfracté, à une distance plus grande de la surface limitante que le point où se réunissent les rayons du pinceau méridional. A la distance où les rayons du pinceau transversal viennent se réunir, tous les rayons restants du faisceau passent par les points d'une ligne située dans le plan méridional, ligne appelée ligne focale postérieure (B'), et qui est limitée par les deux rayons les plus extérieurs du pinceau méridional qui diverge déjà ici. A la distance où se trouve le point de réunion du pinceau méridional, tous les rayons sont réunis de même en une étendue rectiligne dont la direction est perpendiculaire au plan méridional, et qui est délimitée par les deux rayons les plus extérieurs du pinceau transversal, les rayons de ce dernier n'étant pas encore parvenus à se réunir; cette étendue s'appelle ligne focale antérieure (B). Si on compare le lieu de formation de l'image d'un point objectif, également éloigné avec l'inci-

dence droite et avec l'incidence oblique, on trouve que le point de l'image est situé dans le premier cas plus en arrière de la surface limitante que la ligne focale postérieure ne l'est dans le second cas.

La distance entre les deux lignes focales constitue l'étendue focale. Une lentille biconvexe un peu grande permet de faire apparaître facilement sur un écran les lignes focales correspondant à une source lumineuse ayant la forme d'un point et située latéralement ; si on reçoit sur l'écran la ligne focale antérieure (admettons qu'elle soit horizontale) et si on recule l'écran, la ligne claire se transforme en une ellipse moins claire dont le diamètre horizontal diminue et dont le diamètre vertical augmente à mesure que l'écran recule dans la même direction ; puis le champ faiblement éclairé devient circulaire, et encore plus loin apparaît une ellipse à petit diamètre horizontal et à grand diamètre vertical qui se transforme ensuite en ligne focale postérieure. Place-t-on cet objet à la même distance de la lentille, mais dans la direction de son axe, alors on constate que son image distincte est plus éloignée de la lentille que la ligne focale postérieure lors de l'incidence oblique.

Dans l'incidence oblique il ne s'agit pas généralement de cercles de divergence, mais bien d'autres figures de divergence ; la position la plus favorable de l'écran qui permettra d'obtenir l'image la moins déformée et approximativement nette sera celle où aucune des dimensions de la figure de divergence ne prédomine trop et où, en même temps, la figure de divergence occupe la plus petite aire. Cette dernière condition est remplie en dedans de l'étendue focale.

Si on soumet l'œil réduit au calcul de la marche des rayons telle qu'elle est donnée par les formules compliquées qui s'appliquent à l'incidence oblique, on constate que toute l'étendue focale se déplace déjà en avant de la rétine lors d'une incidence peu oblique ; à mesure que l'obliquité augmente, la ligne focale postérieure se porte de plus en plus en avant de la rétine.

Au contraire, si, en étudiant la marche des rayons dans l'œil, on tient compte des surfaces limitantes réelles qui composent ce système dioptrique, et si on considère surtout la structure en couches du cristallin, on trouve que toute l'étendue de la rétine munie de terminaisons nerveuses coïncide avec l'étendue focale elle-même, quel que soit l'angle d'incidence. Chaque point de la rétine paraît donc avoir pour l'angle incident correspondant la position qui donne l'optimum relatif de l'excellence de l'image : cette propriété de l'œil s'appelle la *périscopie ;* on peut reconnaître qu'il doit cette propriété à la combinaison spéciale de son système dioptrique, mais surtout à la structure en couches du cristallin ; on voit également que l'œil réduit, qui a pu nous servir

de base pour les considérations sur la vision directe, ne peut plus servir lors de la vision indirecte ; l'œil réduit n'est pas périscopique.

Dans l'exercice de la vision directe l'œil emmétrope ne fournit des images convenables sur la rétine que pour les objets éloignés. Aux points objectifs situés à moins de cinq mètres correspondent des cercles de divergence dont les dimensions incommodent déjà ; cependant l'œil normal peut voir distinctement à des distances beaucoup moins grandes ; il faut donc qu'une modification s'accomplisse dans l'œil, lors du passage de la vision au loin à la vision de près, modification qui déplace le second plan focal principal en avant de la rétine et qui transforme, en quelque sorte, l'œil emmétrope en œil myope : ce processus s'appelle l'*accommodation*. La position respective du second plan focal principal et de la rétine pourrait être changée, soit par une modification de la forme du globe oculaire qui devrait acquérir un plus grand diamètre pour amener le plan focal en avant de la rétine, soit par une modification dans les constantes de l'appareil dioptrique dont la force réfringente devrait augmenter pour atteindre le même but.

Le globe oculaire constitue un corps de grande élasticité ; on peut, il est vrai, le déformer légèrement par la pression avec le doigt ; mais la force de résistance à cette déformation est très notable, même quand il s'agit d'une pression appliquée sur une petite partie de la surface. On entrevoit aisément pourquoi ce doit être ainsi ; le contenu de l'œil se comporte comme un liquide possédant une tension notable ; cette tension, qu'on appelle *pression intra-oculaire*, peut être mesurée chez les animaux par le manomètre qu'on relie avec une fine canule introduite dans la chambre antérieure de l'œil ; un autre procédé a permis de la déterminer chez l'homme sans blesser l'œil : elle équivaut environ à 40 Mm. de mercure.

Le globe oculaire est à peu près sphérique ; par conséquent, le rapport de sa surface à son contenu est presque un minimum. Chaque déformation doit donc déterminer une augmentation de ce rapport, et comme il ne peut survenir ni diminution ni compression du contenu de l'œil, il faut que le contenu reste constant et que par conséquent la surface augmente considérablement ; l'extensibilité des membranes dures de l'œil est très réduite, notamment par suite de l'extension qui est déjà établie comme effet de la pression intra-oculaire : on voit donc qu'il faudrait des forces assez grandes pour provoquer une déformation générale du globe oculaire.

Ce n'est pas qu'au point de vue de la direction, de telles forces soient absentes, car les muscles oculaires s'accollent au globe dans le plan équatorial, de

sorte qu'en se contractant ensemble ils doivent tendre à effacer la courbure que leur imprime le globe oculaire, et par là même tendre à diminuer l'équateur. Le tonus général de ces muscles existe apparemment dans les conditions normales, mais seulement à un faible degré, et quant aux contractions unilatérales des muscles oculaires elles déterminent essentiellement des changements dans la position de l'œil. Des influences déformantes naissent seulement lors d'une attitude prolongée dans une direction extrême de l'œil, quand survient une synergie non appropriée de tous les muscles oculaires, comme c'est le cas pour une vision continue vers un objet trop rapproché ; de fait, on incline à admettre qu'un allongement axial du globe oculaire s'établit de cette manière dans la myopie acquise (myopie des écoles). Mais ce mécanisme est manifestement peu approprié pour établir une modification rapide et fine de la position respective du plan focal et du pôle rétinien dans le but de l'accommodation.

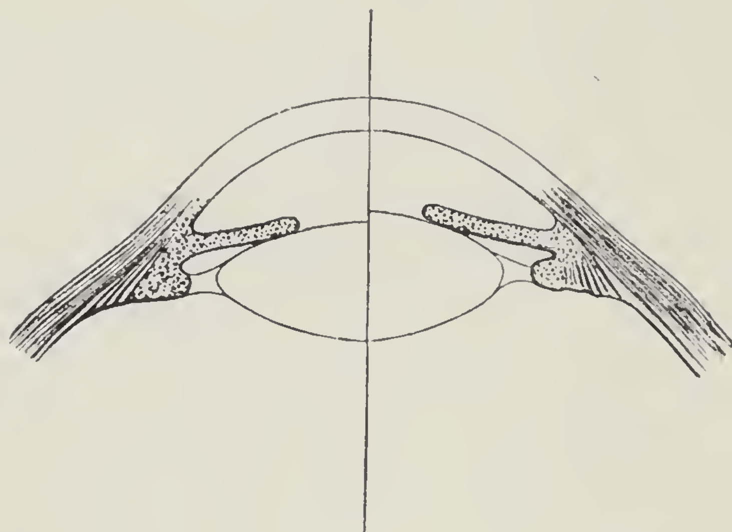
L'accommodation de l'œil ne se fait donc pas comme dans la chambre obscure ; le système dioptrique de cette dernière ne se modifie pas, tandis que l'éloignement de la plaque qui doit recevoir l'image est adapté à la distance de l'objet à projeter ; dans l'œil le système dioptrique lui-même se modifie. Quand l'œil emmétrope s'installe pour la vision de près, il faut que la force réfringente du système soit rendue plus grande qu'elle ne l'est dans l'œil schématique.

Pareille modification peut être obtenue par augmentation des indices de réfraction, par diminution du rayon de courbure des surfaces limitantes et par rapprochement de ces surfaces de la plus antérieure d'entre elles. Il est difficile d'admettre que l'accommodation soit réalisée par une augmentation des indices de réfraction ; on ne voit absolument aucun dispositif qui déterminerait quelque augmentation de la densité des milieux réfringents au degré nécessaire ; par conséquent, on est réduit à chercher, dans une modification de la courbure et de la position des surfaces limitantes, le mécanisme du raccourcissement de la distance focale. Parmi les surfaces limitantes il en est une qui doit être exclue aussitôt ; en effet, la cornée ne change absolument pas sa courbure lors de l'accommodation, ainsi qu'il ressort d'expériences dans lesquelles on a mesuré très exactement, par l'ophthalmomètre, cette courbure pendant la vision de près et de loin. Cette invariabilité démontrée pour la forme de la cornée contient également une preuve contre l'installation de l'œil à la manière d'une chambre obscure par déformation du globe oculaire.

Ainsi, il ne reste plus rien d'autre que de rechercher dans le cristallin la partie du système oculaire qui puisse accommoder ; de fait, on peut observer et mesurer les modifications que les surfaces du cristallin subissent quand l'œil

s'installe pour la vision de près ; dans cette recherche on utilise les images de Sanson-Purkinje. Le dispositif expérimental décrit plus haut doit être complété en ce sens qu'un objet à fixer, soit une pointe d'aiguille, est placé dans le voisinage immédiat, à un décimètre environ, de l'œil observé, et également dans l'axe optique. Comme plus haut, on fait regarder d'abord par l'œil observé l'objet éloigné, et on amène son propre œil dans une position où les trois images sont perçues distinctement. Pendant qu'on fixe ces dernières, on engage la personne en observation à fixer l'objet rapproché ; or, on constate aussitôt que l'image fournie par la face antérieure du cristallin devient manifestement plus petite et légèrement plus éclairée, et qu'en même temps elle se rapproche un peu de l'image cornéenne ; cette dernière, ainsi que l'image fournie par la surface postérieure du cristallin, ne présentent aucune modification appréciable.

Des expériences instituées d'après un plan analogue, mais avec des appareils de précision, démontrent avec une certitude complète les faits suivants : la disposition pour la vision de près est réalisée par augmentation de la courbure des deux surfaces du cristallin, c'est-à-dire, par diminution de leurs rayons ; le sommet postérieur du cristallin reste sur lieu et place, tandis que le sommet antérieur s'avance un peu, de sorte que la distance entre ces deux sommets devient légèrement plus grande (voir figure 30).



30.

Les rayons de courbure et les distances entre les sommets, calculés pour un œil vivant déterminé d'après les mesures instituées, ont donné, pour la vision de près (environ à 10 cm) et celle au loin, les valeurs suivantes :

	Vision au loin. Mm.	Vision de près Mm.
Rayon de la cornée à son sommet	7,646	7,646
Distance entre le sommet antérieur du cristallin et le sommet de la cornée	3,597	3,431
Rayon de la surface antérieure du cristallin	8,8	5,9
Distance entre le sommet postérieur du cristallin et le sommet de la cornée	7,232	7,232
Rayon de la face postérieure du cristallin	5,13	5,13

On peut, à la vérité, constater une diminution du rayon de la face postérieure du cristallin; mais elle est tellement petite qu'on ne saurait la mesurer.

Si on calcule les points cardinaux optiques pour ces deux états de l'œil, en prenant les valeurs les plus probables des indices de réfraction, on obtient de fait, pour le second état, des distances focales plus petites; l'image d'un point éloigné d'un peu plus de 10 cm. tombe dans le plan où tombait, lors du premier état, le point de réunion d'un faisceau de rayons parallèles; par conséquent, dans le second état, l'œil doit voir distinctement les objets éloignés d'un peu plus d'un décimètre, s'il voyait dans le premier état à une distance infinie, comme c'est le cas pour l'œil emmétrope.

Veut-on disposer l'œil schématique, décrit plus haut, pour la vision de près? On pourra attribuer aux rayons et aux distances apicales environ les valeurs suivantes, représentées dans un même tableau avec les valeurs primitives. La position des points cardinaux dans ce système ainsi modifié est indiquée aussi, et leur position dans le système primitif mise à côté pour la comparaison.

	Vision de loin.	Vision de près.
Rayon de la cornée	8,0	8,0
» de la surface antérieure du cristallin	10,0	6,0
» » postérieure »	6,0	5,5
Position du sommet antérieur du cristallin	3,6	3,2
» » postérieur »	7,2	7,2
» du point focal antérieur	— 12,9	— 11,24
» du premier point principal	1,94	2,03
» du second » »	2,36	2,49
» du premier point nodal	6,96	6,51
» du second » »	7,37	6,97
» du point focal postérieur	22,23	20,25

Le chiffre qui indique dans ce tableau la position d'un point est exprimé en millimètres marquant sa distance du sommet de la cornée; naturellement la position du point focal antérieur doit y être affectée du signe négatif, parce qu'il est éloigné du sommet de la cornée dans une direction opposée à celle des autres points.

On voit, par ce tableau, que les distances focales sont plus courtes pendant la vision de près que pendant la vision de loin, et que les points principaux et les points nodaux ne sont évidemment pas restés sur lieu et place : les points cardinaux se sont déplacés un peu en arrière, les points nodaux un peu en

avant. La construction, comme le calcul, démontrent ensuite que, dans l'œil schématique ainsi modifié, l'image d'un plan éloigné de 130 Mm. se forme là où se trouvait auparavant l'image d'un plan éloigné à l'infini, c'est-à-dire, qu'elle se forme à l'endroit primitif du plan focal postérieur, par conséquent, dans la rétine; en effet, pendant la modification d'accommodation, la rétine a maintenu sa distance par rapport au sommet de la cornée, et elle est donc encore située au niveau du plan focal primitif. Le sommet de la surface limitante de l'œil réduit se trouverait, pendant cette accommodation, à 2,1 Mm. en arrière du sommet de la cornée, et les rayons de cette surface équivaudraient à 4,8 Mm.

Comme fait essentiel de l'accommodation, nous avons donc reconnu la courbure plus grande de la face antérieure du cristallin et le mouvement de son sommet qui se rapproche du sommet de la cornée; maintenant se pose la question de savoir par quel mécanisme cette modification s'établit. Parmi les phénomènes qu'on observe directement dans l'œil lors de l'accommodation pour la vision de près, nous n'avons pas encore signalé jusqu'ici le rétrécissement de la pupille et le déplacement du plan pupillaire en avant. Pour observer distinctement le premier phénomène il suffit de prendre la précaution que l'œil observé ne reçoive une quantité de lumière qui n'est, ni excessive, ni variable pendant la vision de près et la vision de loin; car la quantité de lumière possède par elle-même une grande influence sur le diamètre pupillaire.

Le déplacement en avant du bord pupillaire constitue la seule explication possible du phénomène suivant : qu'on observe l'œil de côté et un peu d'arrière; on y constate sous forme de bande noire, à côté du bord sclérotical, l'image déformée de la pupille, et sous forme de bande noire qui se termine des deux côtés en pointe le long du profil de la cornée, l'image déformée de la face interne ombragée du bord sclérotical, qui dépasse l'iris dans la moitié éloignée de l'œil. Entre ces deux bandes noires s'étend une bande colorée plus claire qui constitue l'image déformée de la moitié éloignée de l'iris; or, on observe que cette bande plus claire devient plus étroite dès que l'œil observé s'accommode pour la vision de près sans modifier sa position. Comme nous savons déjà que la pupille se rétrécit lors du passage à la vision de près, que l'iris par conséquent augmente en largeur, il s'ensuit que la diminution de la largeur de la bande claire ne peut être due qu'à la projection du bord pupillaire. Quelquefois une petite partie de la moitié la plus rapprochée de l'iris devient aussi visible pendant la vision de près, entre l'image noire de la pupille et le bord sclérotical.

Le rétrécissement pupillaire indique une activité de la musculature irienne, au moins du muscle circulaire. Toutefois des faisceaux de fibres musculaires

radiées de l'iris pourraient entrer simultanément en activité; dans les yeux dont la surface antérieure du cristallin est appliquée contre la partie correspondante de l'iris et bombe même celui-ci pendant l'état de repos, il se peut qu'une contraction simultanée des fibres circulaires et radiées de l'iris aplatisse la voûssure de l'iris et aussi la zone péri-pupillaire de la surface antérieure du cristallin, puisque ce dernier ne peut se déplacer en arrière; la conséquence serait que la zone pupillaire du cristallin se bombe plus en avant à travers l'ouverture de l'iris; de fait, on a observé que, dans l'œil du chien de mer, le cristallin portait l'empreinte du bord pupillaire, quand on avait pratiqué l'excitation continue par l'électricité immédiatement avant la dissection; le cristallin du chien de mer s'applique sur l'iris dans une grande étendue, et cet animal a besoin d'un pouvoir d'accommodation particulièrement grand pour compenser, pendant qu'il plonge dans l'eau, la perte de l'action réfringente entre la cornée et l'air. Au contraire, chez l'homme, l'iris n'est appliqué sur le cristallin que dans le voisinage du bord pupillaire, de sorte qu'un effacement de la voûssure irienne n'aurait pour résultat qu'un refoulement du liquide de la chambre postérieure. En outre, l'observation de *la projection* effective du bord pupillaire chez l'homme apprend que le mécanisme de son accommodation doit reposer sur un autre procédé.

Les mesures instituées chez les yeux vivants démontrent indubitablement que le diamètre axial de la lentille augmente lors du passage de la vision éloignée à la vision proche. Néanmoins la plus grande valeur de ce diamètre constatée chez l'homme vivant est encore plus petite que la plus petite valeur constatée par mensuration directe, à l'aide du compas courbé, sur les cristallins isolés du cadavre; il paraît donc que le cristallin de l'œil vivant est éloigné au maximum de sa figure d'équilibre pendant la vision de loin, et qu'il se rapproche de cette figure d'équilibre, sans toutefois l'atteindre, quand il s'installe pour la vision de près. Un aplatissement continu du cristallin peut être établi dans l'œil vivant de la manière suivante : le cristallin est disposé entre les deux feuillets du ligament suspenseur comme entre deux toiles qui sont réunies à quelque distance de son bord; exerce-t-on en sens radiaire une traction sur ces deux toiles ainsi réunies, il s'en suivra qu'un corps lenticulaire élastique situé entre elles s'aplatira, et, quand on cessera la traction, ce corps comprimé reprendra sa configuration primitive. La ligne de réunion circulaire des deux feuillets du ligament suspenseur est soudée solidement avec la choroïde au point où elle s'épanouit en corps ciliaire. Les membranes de l'œil sont fortement tendues par la pression intra-oculaire; la choroïde ainsi tendue

exercée sur le ligament suspenseur une traction radiaire par rapport au cristallin. Proportionnellement à l'intensité de la pression intra-oculaire, le cristallin doit donc être aplati dans l'œil en repos, c'est-à-dire, dans l'œil dont les muscles internes sont relâchés, comme c'est le cas pendant la disposition pour la vision éloignée ; mais en même temps le cristallin tend à prendre la forme de sa figure naturelle d'équilibre, dès que la traction dirigée radialement vers l'extérieur et appliquée sur le point de réunion des feuillets du ligament suspenseur diminue, ou bien dès que le diamètre de la ligne de réunion circulaire diminue. Ce dernier effet peut être établi par le muscle tenseur de la choroïde dont les principaux faisceaux de fibres se dirigent du point de réunion de la sclérotique avec la cornée, en direction radiaire, vers le passage de la choroïde dans le corps ciliaire. La plus grande composante de cette traction doit rapprocher ce dernier point de l'axe de l'œil dans un plan méridional.

Quand la choroïde cède à la traction de son muscle tenseur elle peut, ou bien glisser entre le corps vitré et la sclérotique en s'allongeant proportionnellement à la traction, et se mouvoir ainsi sur la surface sphérique, ou bien s'éloigner de la sclérotique en même temps qu'elle s'aplatit quelque peu jusqu'au niveau de l'équateur. La première modification se présenterait si le corps vitré n'était passible d'aucune déformation et si la choroïde elle-même possédait une extensibilité suffisante. Toutefois, il est plus probable que l'espace choroïdal augmente quelque peu en volume, ce qu'une entrée plus grande de sang dans ses nombreuses veines à paroi mince rendrait facilement possible, et que le corps vitré, pour compenser l'aplatissement latéral qu'il subit, s'enfonce davantage en avant au pourtour de l'excavation en forme d'assiette. Le rétrécissement que subit ainsi l'espace de la chambre postérieure de l'œil peut être compensé facilement en ce que du sang sort des veines du corps ciliaire. Au fond de l'excavation elle-même le corps vitré ne subit qu'une déformation minimale, ainsi que l'ont démontré les mensurations instituées sur la face postérieure du cristallin.

A la suite de l'excitation des nerfs ciliaires survient de fait un déplacement en avant de la choroïde, ce qu'on démontre par l'expérience suivante : une fine aiguille est introduite dans la choroïde à travers la sclérotique à un niveau où le muscle ciliaire n'existe déjà plus ; si on excite alors par l'électricité les nerfs ciliaires ou le ganglion ciliaire, l'extrémité libre de l'aiguille se déplace sensiblement en arrière ; comme l'aiguille a son point fixe de rotation dans la sclérotique, il est démontré ainsi que la choroïde se déplace en avant au-dessous de la sclérotique. Cette expérience réussit avec l'œil du chien, du chat, du singe, de l'homme décapité.

En vertu de ce qui précède nous devons nous représenter ainsi les états de l'œil pendant la vision proche et pendant la vision éloignée : pour cette dernière, le cristallin est comprimé fortement entre les deux feuillets suspenseurs, tendus eux-mêmes en sens radiaire, mais le muscle ciliaire est inactif; pour la première, la compression du cristallin est diminuée, tandis que le muscle ciliaire se trouve dans un état de forte contraction. La compression du cristallin est entretenue par la pression intra-oculaire, en dernière instance par la pression sanguine, par les relations de nutrition et de croissance; elle n'exige donc aucun effort particulier. La diminution de la compression du cristallin qui s'établit pour la vision proche exige, au contraire, l'effort d'un muscle interne, le tenseur de la choroïde. Cet effort explique, en partie, la sensation de fatigue qui survient pendant la vision continue dans un voisinage rapproché, tandis que l'œil se repose pendant la vision dans le lointain.

L'ensemble de toutes les distances pour lesquelles un œil est à même de s'adapter par l'accommodation, distances mesurées dans la direction de son axe, constitue son *champ d'accommodation*. Le point qui du côté de l'œil limite ce champ d'accomodation s'appelle *punctum proximum*, la limite opposée forme le *punctum remotum*. Le punctum proximum de l'œil schématique se trouve à une distance de 130 Mm.; le punctum remotum à une distance infinie. Le point pour lequel un œil déterminé est installé exactement à un moment donné s'appelle point de l'accommodation; d'après la définition il faudrait qu'un point objectif qui coïncide avec le point d'accommodation apparaisse comme point d'image net dans la couche de la rétine qui est sensible à la lumière. Mais une projection aussi parfaite ne s'établit pas dans l'œil par suite de raisons que nous développerons plus loin; puis, la couche sensible de la rétine ne constitue pas non plus un plan dans le sens mathématique du mot; de là il existe des projections d'images de valeur égale, non seulement d'un point d'accommodation déterminé, mais aussi de séries de points plus ou moins voisins dont la position mesurée sur l'axe optique s'appelle *ligne d'accommodation*. La ligne d'accommodation est donc l'étendue de tous les points de l'axe optique qui donnent, pour un point déterminé d'accommodation, des images d'une netteté sensiblement identique.

On ne peut indiquer de prime-abord la longueur de la ligne d'accommodation; elle ne dépend pas uniquement des circonstances dioptriques, mais aussi de la perfection de l'appareil sensible. Des raisons empruntées exclusivement à la dioptrique indiquent que la ligne d'accommodation doit être d'autant plus longue qu'elle est plus éloignée de l'œil; on le constate aussitôt si on se

rappelle que l'image d'un objet, qu'on suppose se rapprocher de l'infini avec une vitesse constante, se déplace d'autant plus lentement en arrière que l'objet est encore plus éloigné de l'appareil dioptrique. Par conséquent, dans le voisinage d'un point d'accommodation éloigné, l'objet pourra parcourir un plus grand espace (une ligne d'accommodation plus grande) avant que l'image se soit déplacée suffisamment en arrière de la rétine pour produire des cercles de divergence incommodes. Nous avons déjà vu qu'une certaine ligne d'accommodation est infiniment grande ; c'est celle qui correspond à l'installation pour la vision à l'infini ; de là elle s'étend jusqu'à la distance finie d'environ 10 mètres ; car le calcul démontre que les points aussi éloignés ne produisent pas encore de cercles de divergence sensibles, quand l'image d'un point situé à l'infini coïncide exactement avec la rétine.

On peut rendre appréciable la ligne d'accommodation quand on fixe une ligne qui coïncide autant que possible avec l'axe optique. On dessine, par exemple, une ligne fine sur une grande feuille de papier que l'on amène horizontalement tout près et en-dessous de l'œil : fixe-t-on alors un point quelconque de la ligne, non seulement ce point lui-même, mais encore tout un segment de la ligne apparaît nettement distinct, tandis que les parties plus rapprochées ou plus éloignées de cette ligne apparaissent confuses. Plus le point fixé est éloigné de l'œil, plus le segment de ligne qui apparaît net devient long. Il s'ensuit que l'appareil dioptrique exige des modifications d'intensité variable pour dominer des parties du champ d'accommodation égales mais situées à des distances différentes. Ainsi, quand l'œil passe de l'accommodation pour la distance de 1 mètre à celle pour 0,99 de mètre, il ne faut qu'une modification extrêmement faible, tandis qu'une modification très marquée, et un effort subjectivement très sensible, sont nécessaires, quand ce même œil passe de l'accommodation pour la distance de 0,1 de mètre à celle pour 0,09 de mètre, quoique, dans les deux cas, les points d'accommodation doivent parcourir une même longueur de 0,01 de mètre.

La myopie peut se développer par l'effet d'une tension excessive de l'œil sous l'influence d'une pression musculaire extérieure trop forte, lors d'une vision soutenue sur des objets situés trop près et trop bas (cahiers d'école) ; néanmoins l'œil myope peut toujours fournir un effort musculaire interne plus petit que l'œil hypermétrope qui ne peut absolument rien voir distinctement sans un effort d'accommodation, à moins que son anomalie de réfraction ne soit corrigée par des verres de lunette. Le myope ne peut étendre son champ d'accommodation pour le lointain que par l'intermédiaire d'une correction lenticulaire. Mais

l'hypermétrope, avant d'avoir recours à ce moyen, est tenté de produire l'extension de son champ d'accommodation pour la vision rapprochée par un effort d'accommodation, et cet effort continu peut devenir nuisible pour la santé lors d'un travail prolongé de près, même quand l'hypermétropie est peu développée.

La faculté de rapprocher le point d'accommodation diminue de plus en plus pour toutes les variétés d'yeux à mesure qu'on avance en âge ; tout œil devient normalement *presbyte ;* l'œil myope presbyte l'emporte sur l'œil hypermétrope presbyte, et même sur l'œil emmétrope presbyte pour le travail de près.

L'appareil dioptrique de tout œil humain est affecté de certaines imperfections par suite desquelles les faisceaux de rayons homocentriques ne se réunissent pas en un seul point de la rétine, même quand leur centre se trouve dans l'axe de l'œil et que l'œil est accommodé aussi exactement que possible pour la distance de l'objet. Une de ces imperfections consiste dans une inégalité des courbures cornéennes suivant les divers méridiens. Cette propriété, dont tout œil est affecté, constitue *l'astigmatisme régulier*. Chacun peut se convaincre facilement de sa présence dans son propre œil, de la manière suivante : on trace sur un papier blanc une astérisque formée, par exemple, de huit lignes noires aussi fines que possible qui se coupent toutes dans un même point et dont chacune forme avec sa voisine le quart d'un angle droit. Si on fixe ensuite bien attentivement avec un œil cette astérisque à des distances diverses, on trouve qu'à chaque moment une seule ligne est vue avec une netteté parfaite : ainsi, si la ligne verticale est distincte, toutes les autres, surtout la ligne horizontale, paraissent un peu confuses ou moins noires : si la ligne horizontale apparaît nette dans une distance autre ou pour une accommodation autre, la ligne verticale apparaît la plus confuse.

On ne peut s'attendre à ce que la cornée normale s'écarte de la symétrie d'une manière irrégulière ; car elle fait partie de la paroi élastique d'un corps creux renfermant, sous une tension considérable, un contenu liquide. L'écart le plus simple de la surface rotatoire est celui où les méridiens, dont les différences de courbure sont le plus développées, sont perpendiculaires les uns aux autres. Considérons une telle surface limitante comme œil réduit, et admettons que le méridien le plus courbe soit vertical ; un faisceau de rayons homocentriques, dont le centre est situé en avant et dans l'axe de la surface limitante, ne redevient pas homocentrique en arrière de cette surface, même si le cône lumineux possède une petite base. Le pinceau horizontal et le pinceau vertical se coupent respectivement en un point, dont le dernier est

situé évidemment plus près de la surface limitante que le premier; tous les rayons du faisceau se coupent deux fois, dans deux lignes focales : l'antérieure contient le point focal du méridien à plus forte courbure et est perpendiculaire au plan de ce méridien; la postérieure contient le point focal postérieur et se trouve dans un plan perpendiculaire au plan du méridien à plus petite courbure. Dans le cas supposé la ligne focale antérieure est donc horizontale, la postérieure est verticale. La distance entre les deux lignes focales s'appelle étendue focale; le cône lumineux possède une autre configuration au niveau de chaque plan vertical mené par l'étendue focale; d'abord il est elliptique avec grand diamètre horizontal, puis circulaire, enfin elliptique avec grand diamètre vertical. Admettons que la rétine coïncide avec la ligne focale horizontale ou antérieure : alors chaque point d'une ligne objective horizontale viendra former son image sur une ligne focale horizontale. Les lignes focales appartenant à des points objectifs voisins se recouvrent partiellement, de telle manière que la ligne d'image n'est pas élargie, mais seulement un peu allongée; une telle ligne est donc vue avec netteté; tandis que l'image de la ligne verticale — la distance de l'objet et l'accommodation restant les mêmes — devient aussi large que la ligne focale antérieure est longue; la ligne elle-même doit donc apparaître confuse.

Si on rapproche graduellement l'astérisque d'un œil qu'on suppose posséder et les propriétés de l'œil réduit et la faculté d'accommodation, la ligne focale postérieure coïncide d'abord avec la rétine; aussi la ligne verticale est vue d'abord distinctement; si on rapproche l'astérisque au-delà du punctum proximum, la ligne horizontale se voit distinctement en dernier lieu. On reconnaît donc dans l'œil la position du méridien avec la courbure la plus forte par la direction de la ligne d'une astérisque qui peut être vue distinctement en dernier lieu lorsqu'on rapproche progressivement cette astérisque de l'œil.

Le méridien avec la plus petite courbure est en réalité horizontal dans la plupart des yeux, tandis que le méridien avec la plus forte courbure est perpendiculaire au premier. Pour expliquer la formation de cette asymétrie on peut invoquer différents moments : l'asymétrie des cavités orbitaires, la fente palpébrale et les muscles oculaires externes. La pression rétro-bulbaire rencontre de la part des paupières ouvertes et des bords orbitaires une plus forte résistance en haut et en bas que latéralement. Les muscles droits embrassent le globe oculaire en avant de son équateur et, pendant qu'ils pressent sur ce dernier lors de leur contraction, ils exercent en même temps une traction sur la partie des membranes de l'œil situées en avant de leur

point d'insertion. La résultante de cette traction est perpendiculaire à l'axe de l'œil et peut contribuer à aplatir la cornée; or, comme les muscles droits externe et interne, qui agissent en antagonistes dans le plan horizontal, sont les plus forts et sont le plus souvent mis en activité, ils peuvent établir un aplatissement plus considérable de la cornée dans le méridien horizontal.

C'est à une autre distribution irrégulière du pouvoir réfringent de l'œil qu'est dû l'aspect étoilé que présentent les astres pour la plupart des hommes : tout point lumineux paraît étoilé dès que l'œil est accommodé approximativement et non exactement pour ce point; si cette accommodation est très imparfaite, le point apparaît comme une petite tache avec bords confus; si l'accommodation est parfaite, il apparaît comme un point.

L'astigmatisme irrégulier normal provient de la façon spéciale dont les fibres du cristallin, qui convergent vers ses pôles, sont réunies par une substance cémentaire possédant un indice de réfraction légèrement plus petit que les fibres elles-mêmes, et formant à chaque pôle du cristallin une figure étoilée. A raison de cette structure du cristallin, la surface ondulatoire du mouvement lumineux émis par un point observé présente, en arrière du cristallin, un tel écart de l'aire sphérique qu'elle forme des déviations étoilées avec courbure plus petite. Les différences de clarté doivent apparaître le plus nettement, c'est-à-dire, la figure étoilée doit être le plus distincte, quand les centres de courbure des parties déformées de l'aire ondulatoire produisent des lignes focales sur la rétine; c'est ce qui a lieu quand la rétine est située un peu en arrière du point focal total. Pour un œil légèrement myope ou pour l'œil emmétrope qui ne peut pas relâcher complètement son accommodation, les images les plus parfaites des astres du ciel se forment un peu en avant de la rétine, et les lignes focales étoilées dans la rétine elle-même. Les personnes avec des yeux légèrement hypermétropes peuvent voir le ciel étoilé comme rempli avec des points. Du reste on obtient encore une figure étoilée quand le point d'accommodation est plus éloigné que le point lumineux considéré.

Une autre cause de l'imperfection des images que les objets extérieurs forment sur la rétine consiste dans la réfrangibilité inégale des lumières à longueur d'onde différente. La différence de la réfraction dans l'œil est certainement très considérable; car un œil qui est emmétrope pour un éclairage rouge monochromatique, possède son punctum remotum à une distance d'environ 3/4 de mètre lors d'un éclairage violet monochromatique. Malgré cela l'*aberration* dite *chromatique* trouble très peu la vision distincte. Que les images déformées soient produites par l'incidence oblique du rayon directeur ou des rayons

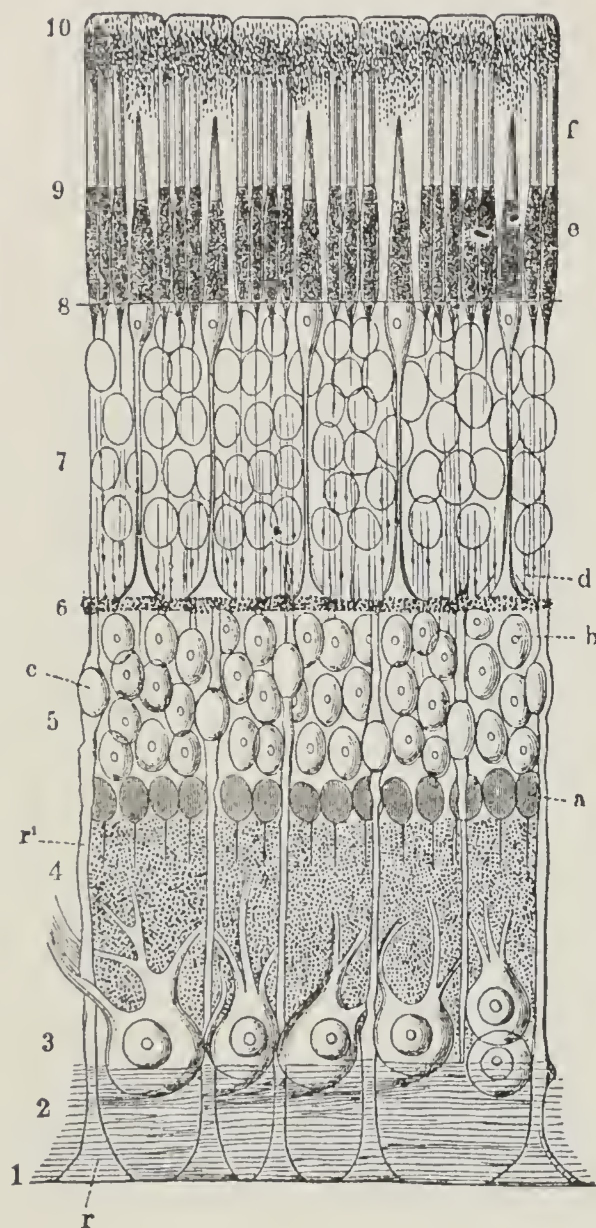
périphériques, ou par l'astigmatisme régulier, ou par une accommodation incomplète, la figure de divergence qui correspond à chaque point de l'objet possède sur la rétine une clarté uniforme jusqu'à sa périphérie ; au contraire, quand un œil, qui est parfait, excepté pour l'achromatisme, est installé exactement, par exemple pour la lumière bleue, le centre seul de chaque cercle de divergence déterminé par l'aberration chromatique renferme toutes les espèces de lumière, et provoque ainsi sur la rétine une excitation plus forte que la périphérie du cercle qui ne renferme que des rayons à onde longue. En tout cas, chacun peut reconnaître le fait que son œil n'est pas achromatique, et cela de la manière suivante : on regarde un point lumineux constitué par de la lumière solaire, ou par celle d'une lampe, à travers un verre de cobalt, qui possède la propriété de laisser passer surtout les rayons rouges et bleus. Lors d'une distance plus grande du point d'accommodation, ce point apparaît entouré d'une auréole rouge, et lors d'une distance plus petite, entouré d'une auréole bleue.

Les images de divergence sur la rétine deviennent plus petites quand la pupille se rétrécit ; par là l'excellence des images est augmentée, mais seulement jusqu'à une certaine limite du diamètre pupillaire ; cette limite est donnée, et par la diminution de la clarté de l'image, et par la déviation que subit la marche des rayons, par suite de leur flexion sur les bords pupillaires. Cette dernière influence doit devenir sensible dès que les rayons périphériques forment une fraction notable du cône lumineux total.

L'énergie arrivant dans le fond de l'œil sous forme de vibrations éthérées lumineuses se transforme en excitation nerveuse à l'intérieur de la rétine qui contient les ramifications du nerf optique et ses terminaisons munies d'appareils spéciaux. La rétine possède deux points à propriétés spéciales, dont l'un est situé à l'endroit où le tronc du nerf optique traverse les membranes de l'œil, (papille du nerf optique), et dont l'autre est situé à l'endroit où l'axe optique coupe la rétine ; à cause de la coloration spéciale que possède tout le voisinage de ce dernier point, on l'appelle *tache jaune,* tandis que le voisinage immédiat de ce point est appelé *fossette rétinienne* ou *fovea centralis* en raison de l'amincissement considérable que la membrane rétinienne présente à ce niveau. La papille du nerf optique est située du côté médian de la fovea centralis, à une distance d'environ 4 millimètres. Les parties latérales et antérieures de la rétine sont considérées comme périphériques par rapport à la fovea centralis.

La structure de la rétine est très compliquée, et nous ne pouvons décrire ici que ceux de ses éléments dont la signification fonctionnelle est quelque peu

connue. Au microscope on constate nettement que la rétine est formée par un ensemble de couches ; lors de l'énumération anatomique de ces couches on considère la limite voisine du corps vitré comme le côté intérieur, et le côté choroïdien comme l'extérieur.



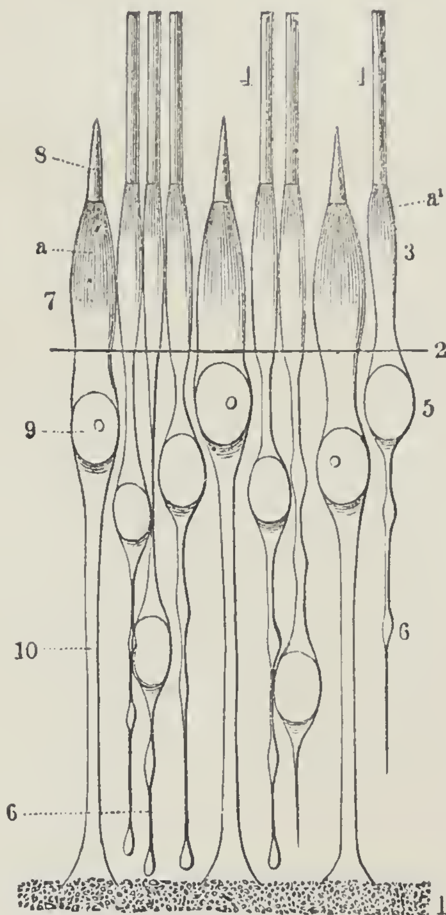
31

Coupe de rétine humaine.
(Schématique, d'après Schwalbe.)

1. Membrane limitante interne ; 2. Couche des fibres nerveuses ; 3. Couche des cellules ganglionnaires (ganglions du nerf optique) ; 4. Couche granulée interne, a spongioblastes, b cellules du ganglion de la rétine, c noyaux des fibres radiales de Müller ; 6. Couche réticulée externe ou sous-épithéliale ; 7-9. Couche des cellules de la vision ; 7. Leurs noyaux (couche granulée externe) ; 8. Membrane limitante externe ; 9. Bâtonnets et cônes ; d zone de la couche granulée externe dépourvue de noyaux ; e segment interne ; épithélium pigmentaire ; r Cônes des fibres radiales ou de soutènement de Müller ; r' fibres de Müller.

La couche la plus interne, située du côté par où pénètre la lumière et touchant immédiatement la membrane hyaloïde du corps vitré, renferme les rayonnements des fibres du nerf optique ; c'est la couche des fibres nerveuses ; elle contient encore les gros vaisseaux rétiniens. En allant vers l'extérieur on rencontre une couche de cellules ganglionnaires multipolaires, dont les prolongements cylindre-axiles s'unissent aux fibres nerveuses optiques, et dont les prolongements ramifiés se dirigent vers l'extérieur. On estime que le nombre total de ces cellules ganglionnaires est plus petit que celui des fibres nerveuses optiques ; dans la partie périphérique de la rétine ces cellules sont dispersées isolément ; elles se rapprochent vers le centre rétinien, en ne formant d'abord qu'une couche ; puis dans le voisinage de la tache jaune elles se disposent en deux rangées ; au voisinage de son centre elles se superposent en 8, jusqu'à 10 rangées ; mais, de même que les fibres optiques, elles font défaut dans la partie centrale de la fovea centralis (cfr fig. 33). Les prolongements ramifiés de ces cellules multipolaires, constituant ce qu'on appelle le ganglion optique, sont plongés dans une couche qui semble granulée sur une coupe, mais dont la structure réticulée a été démontrée ; c'est la couche

réticulée interne. La charpente réticulée se compose surtout d'une substance spongieuse cornée telle qu'elle se rencontre comme substance de soutènement dans le système nerveux central. La couche granulée interne, qui fait suite à la précédente, est formée principalement par des cellules ganglionnaires bipolaires (ganglion de la rétine); les fibres qui en partent pour se diriger vers l'intérieur ont une tendance à présenter des renflements variqueux; elles ont pu être poursuivies dans la couche réticulée interne jusqu'au voisinage des ramifications terminales des cellules ganglionnaires. Les prolongements dirigés vers l'extérieur se ramifient, et se continuent dans l'assise mince de la couche réticulée externe.



32.

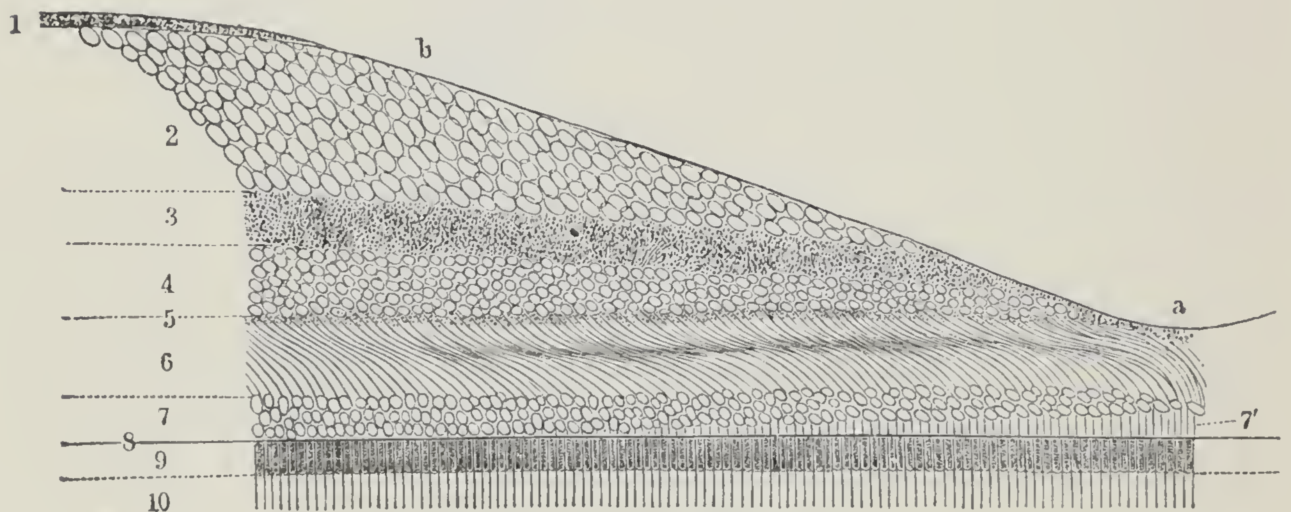
Couche réticulée externe et couche des cellules de la vision dans la rétine humaine. (Schématique, d'après M. Schultze $^{800}/_{1}$.)

1. Couche réticulée externe ou sous-épithéliale; 2. Membrane limitante externe; 3. Segment interne; 4. Segment externe des bâtonnets; a' ellipsoïde des bâtonnets avec structure fibrillaire; 5. Granules des bâtonnets (renflement contenant le noyau des cellules de la vision qui forment les bâtonnets); 6. Fibres des bâtonnets; 3-6 cellules de la vision formant les bâtonnets; 7. Segment interne du cône; 8. Segment externe du cône; a ellipsoïde du cône; 9. Granules des cônes (renflements renfermant le noyau des cellules de la vision formant les cônes); 10. Fibres du cône; 7-10 cellules de la vision formant le cônes.

Les couches décrites jusqu'ici sont traversées par d'épaisses fibres, de nature conjonctive, appelées fibres de soutènement de Müller; au voisinage de la surface de séparation, entre le corps vitré et la rétine, elles s'élargissent en autant de plaques qui se touchent mutuellement et qui forment la membrane dite limitante interne. Au niveau de la couche granulée interne chacune de ces fibres de soutènement contient un noyau.

Les couches qui font suite vers l'extérieur à la couche réticulée externe appartiennent aux cellules de la vision; le domaine des cellules de la vision est divisé par une forte membrane fenêtrée, la membrane limitante externe, en deux parties, dont celle voisine de la couche réticulée externe s'appelle la couche granulée externe, et l'autre la couche des bâtonnets et des cônes. Chaque élément de cette dernière couche passe, par une ouverture externe, à travers toute la couche granulée externe jusqu'à la couche réticulée externe. Les grains de la couche granulée externe constituent les noyaux des

cellules de la vision. Les fibres de soutènement de Müller pénètrent, après s'être amincies, par la couche réticulée externe, la couche granulée externe, la membrane limitante externe, et viennent entourer, de la membrane limitante par leurs prolongements ultimes, les parties basales de chacun des bâtonnets et des cônes. Les bâtonnets et les cônes sont des parties différenciées, d'une manière spéciale, des cellules de la vision. Chacun de ces éléments se compose de deux parties qui diffèrent par leur forme et par leur composition, l'article interne et l'article externe. Les articles internes présentent des réactions analogues à celles du protoplasme; la substance des articles externes semble avoir de l'analogie avec la myéline. La partie externe de chaque article interne se distingue de la partie interne par son pouvoir de réfraction; elle est appelée ellipsoïde du bâtonnet ou du cône, à raison de la courbure de la surface qui délimite ces deux substances. Les articles externes sont très brillants et biréfringents; par certaines macérations ils se désagrègent suivant leur diamètre en petits disques; les articles externes des bâtonnets (et exclusivement ceux-ci) sont colorés diffusément par une substance très sensible à la lumière, appelée pourpre rétinien.



33.

Coupe à travers la tache jaune de la fossette centrale de la rétine humaine.
(Schématique, d'après Schwalbe).

a Fundus fovea; b Dépendances de la tache jaune au voisinage de la fossette centrale; 1. Couche des fibres nerveuses; 2. Couche des cellules ganglionnaires; 3. Couche réticulée interne; 4. Couche granulée; 5. Couche réticulée externe; 6. Couche fibrillaire externe de *Henle* formée par les fibres incurvées des cônes; 7. Couche des noyaux des cônes (couche granulée externe); 7' Zône sans noyaux située entre les noyaux des cônes et la membrane limitante externe (8); 9. Segment interne des cellules de la vision formant les cônes; 10. Leur segment externe.

Les bâtonnets constituent des éléments allongés dont la forme n'est pas très différente dans leurs segments externe et interne; les segments externes sont cylindriques, les segments internes sont légèrement bombés. Dans les

cônes chaque segment interne possède un diamètre plus grand, il est plus fortement renflé ; le segment externe, plus court, n'est pas cylindrique, mais conique. Le rapport entre le nombre des bâtonnets et celui des cônes est très variable dans les différentes zones de la rétine : au voisinage de l'équateur, les cônes sont très isolés au milieu de la couche presque continue de bâtonnets ; à mesure qu'on se rapproche de la tache jaune, le nombre des cônes augmente de plus en plus ; au centre de la tache jaune, dans la fovea centralis, l'épithélium visuel se compose uniquement de cônes, mais ceux-ci y sont beaucoup plus sveltes qu'à la périphérie.

La couche qui sépare la rétine de la tunique uvéale, très richement pigmentée, est formée par une assise de cellules renfermant aussi du pigment. Cet épithélium pigmenté de la rétine dérive du feuillet externe de la vésicule oculaire secondaire, tandis que toutes les autres couches de la rétine doivent être rapportées au feuillet interne de cette vésicule ; aussi, un certain espace sépare primitivement la couche de l'épithélium pigmenté, des autres couches de la rétine. Les corps cellulaires de l'épithélium pigmenté se délimitent respectivement en hexagones et forment une couche continue : de celle-ci partent de longs prolongements protoplasmatiques, en forme de brosse, qui se continuent entre les segments externes, en partie aussi jusque entre les segments internes des bâtonnets et des cônes, et occupent l'espace laissé libre par ces derniers. Le corps cellulaire possède un noyau ellipsoïde ; le protoplasme du sommet cellulaire nui est toujours dépourvu de pigment ; mais le reste du protoplasme est imprégné par les nombreuses granulations cristallines d'un pigment brun foncé, appelé fuscine ; d'après les conditions d'éclairage, ce pigment est différemment distribué entre le corps cellulaire et ses prolongements.

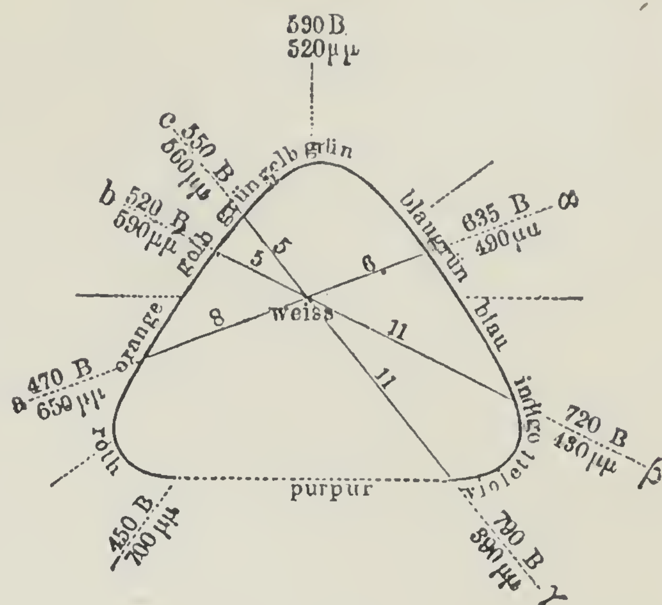
Les différences que nous constatons à l'aide des yeux dans les objets extérieurs, nous les appelons différences de clarté et différences de couleur : la sensation lumineuse peut être colorée ou incolore. Les sensations incolores ne se distinguent entr'elles que par les différents degrés de clarté. Il existe un très grand nombre de *sensations lumineuses colorées*, et chacune d'elles s'appelle couleur ou nuance de couleur ; non seulement chaque couleur peut posséder des degrés divers de clarté, mais elle peut se distinguer encore de la sensation incolore à un degré divers ; plus cette différence est grande, plus la couleur est appelée saturée ; plus cette différence est petite, plus la couleur est dite pâle. Les impressions lumineuses colorées peuvent donc être : saturées et claires, ou saturées et obscures, ou pâles et claires, ou pâles et obscures. Les impressions colorées saturées qui nous sont fournies par l'œil peuvent être rangées

dans une série telle, que les membres voisins dans cette série possèdent entr'eux une analogie plus grande qu'avec les membres éloignés. Une partie de cette série correspond à la disposition des couleurs dans le spectre, dont la partie visible s'étend depuis la longueur d'onde de 700 $\mu\mu$ à l'extrémité du rouge, à travers l'orange, le jaune, le vert (520 $\mu\mu$), le bleu, le violet (400 $\mu\mu$), et qui renferme une série continue de nuances de couleurs, parmi lesquelles on relève seulement les couleurs indiquées, parce que le langage possède pour elles des expressions simples et universellement comprises. On se fera une idée du nombre total des nuances de couleur qu'il est possible de distinguer dans le spectre, si on coupe, dans un spectre étendu et fortement éclairé, des bandes très étroites dont on projette la lumière sur des surfaces incolores et assez étendues.

Mais le nombre des impressions lumineuses qui diffèrent entre elles par la nuance de la couleur, est encore bien plus considérable que le nombre des nuances de couleur qui sont représentées dans le spectre ; car, dans ce dernier, manquent toutes les nuances du pourpre. Comme celles-ci se continuent, d'une part, avec les nuances du violet, d'autre part, avec celles du rouge, et comme elles forment entr'elles une série continue de nuances, il se fait que nous pouvons représenter l'ensemble de toutes les nuances possibles, en ce qui concerne la ressemblance, par les points d'un trait linéaire fermé sur lui-même.

On peut attribuer à cette représentation symbolique un sens plus large, de sorte que chaque point de la surface circonscrite par la ligne correspond également à une sensation lumineuse qualitativement déterminée, et que toutes les sensations lumineuses possibles, au point de vue de la qualité, soient représentées par des points de la surface. A cet effet, la ligne qui circonscrit la surface doit offrir une forme déterminée dont le choix est indiqué par les résultats obtenus en mélangeant des couleurs. La figure 31 tient compte de ces expériences. Si on éclaire la même surface incolore avec deux espèces différentes de lumière du spectre, on obtient encore généralement une sensation colorée ; quand les deux espèces de lumière ne sont pas très éloignées l'une de l'autre dans le spectre, cette impression colorée est identique à celle que produirait une seule espèce de lumière intermédiaire : en réunissant le rouge et le violet du spectre dans des rapports d'intensité divers, on obtient les nuances colorées du pourpre qui n'existent pas dans le spectre. Mais toutes les nuances de couleur, les spectrales comme les pourpres, sont groupées ensemble par paire, dans un ordre tel que le mélange de chaque paire, suivant un rapport d'intensité déterminé, produit une impression lumineuse qui ne

renferme rien de coloré. Cette impression, quand elle est suffisamment intense, s'appelle du blanc. Le blanc est caractérisé subjectivement en ce qu'il ne possède avec aucune des couleurs saturées une plus grande ressemblance qu'avec les autres. Chaque paire de nuances de couleur pour laquelle on peut trouver un rapport d'intensité, grâce auquel son mélange fournit du blanc, constitue une paire de *couleurs complémentaires;* comme exemple nous donnons ici quelques paires de ces couleurs complémentaires :



34.

1 B = 1 billion d'oscillations par seconde ; 1 μμ = 0,001 μ ; 1 μ = 0,001 millimètre : cette mesure se rapporte à la longueur d'onde de l'espèce de lumière.

Orangé — bleu
jaune — bleu indigo
jaune verdâtre — violet.

Cela signifie, par exemple, que les rayons homogènes déterminant l'impression de l'orangé, réunis avec ceux qui donnent l'impression du bleu produisent l'impression du blanc, lorsqu'ils sont mêlés dans un certain rapport d'intensité, etc.

Quand on représente les sensations lumineuses par une surface symbolique, il faut que le rapport entre la ligne délimitante et le point marquant le blanc soit tel que les lignes reliant les points des couleurs complémentaires se sectionnent en un même point (le point du blanc); il faut aussi que ces lignes soient divisées par leur point de section dans le rapport qui régit les intensités des couleurs complémentaires, nécessaires pour obtenir le blanc; or, cette construction peut être exécutée en réalité.

Mais quelle signification revient aux autres points de notre surface symbolique? — La chose devient claire si nous considérons les points d'une ligne qui relie, par exemple, le jaune à l'indigo. La position du point blanc sur cette ligne est déterminée par le rapport constant d'intensité entre le jaune et l'indigo. Mélange-t-on du jaune homogène avec du bleu indigo homogène selon un autre rapport d'intensité, il en résulte ou une impression de jaune, ou une impression de bleu indigo; mais une impression qui n'est pas saturée au même point que si le jaune ou le bleu d'indigo avait agi seul : plus le rapport

d'intensité se rapproche de celui exigé pour le blanc, plus la saturation de la couleur diminue, plus elle devient pâle.

La ligne qui délimite cette surface est complètement déterminée par le besoin de tenir compte des expériences sur les couleurs complémentaires; mais, même en se basant sur d'autres expériences, on reconnait la nécessité des courbures variées de cette ligne. Quand on mélange des rayons homogènes pris dans la partie orange et dans la partie vert jaunâtre du spectre, il en résulte des nuances de couleur jaune dont la saturation est à peine inférieure à celle des couleurs de la partie correspondante du spectre; même chose avec un mélange de bleu vert et de bleu. Au contraire, si on réunit du vert jaune avec du bleu vert, le vert qui en résulte est notablement plus pâle que le vert spectral.

Quand plus de deux espèces de rayons homogènes agissent simultanément, il n'en résulte aucune impression nouvelle qui ne soit pas déjà représentée par un point de notre surface. Si trois composantes interviennent, il suffit pour obtenir le point correspondant à l'impression de se représenter d'abord que deux d'entre elles se mélangent, et d'y ajouter ensuite la troisième. Il s'ensuit que la table symbolique des couleurs conserve encore sa signification quand la combinaison a pour base des impressions colorées quelconques, que ces dernières soient fournies par le spectre ou par des pigments. Toutefois ceci ne s'applique généralement qu'au mélange des impressions, et non au mélange de leurs causes; car si l'on cherche à produire des couleurs mélangées en triturant ensemble des pigments ou en mélangeant ensemble des liquides colorés, on obtient d'autres impressions colorées que dans le cas où l'on utilise deux combinaisons de différentes espèces de lumière spectrale pour éclairer simultanément une surface incolore. Cette différence provient de ce que la nuance de couleur des pigments correspond à la quantité de lumière spectrale que le pigment n'absorbe pas, mais qu'il réfléchit ou laisse passer; quand on mélange de tels pigments, on n'additionne donc pas simplement les espèces de lumière spectrale qui sont fournies par chacun d'eux; mais on obtient une combinaison où sont représentées seulement les espèces de lumière qu'aucun des pigments mélangés n'absorbe. Veut-on mélanger ensemble, par simple addition, les nuances de couleur fournies par les pigments, il faut qu'on opère sur les impressions fournies par eux : c'est ce qu'on réalise en recouvrant les secteurs d'un disque blanc avec l'un et l'autre pigment et en leur imprimant ensuite une vive rotation; si on regarde un tel disque, chaque point de la rétine est frappé par les différentes combinaisons des espèces de lumière, avec une telle rapidité

de changement, qu'il en résulte la même impression que si toutes les espèces de lumière, contenues dans ces combinaisons, agissaient simultanément. Notons d'ailleurs que dans les expériences de la physiologie optique qui ont trait au mélange des couleurs, il s'agit toujours du mélange d'impressions colorées.

La surface symbolique des couleurs avec ses indications se rapporte à une intensité de couleur qui est assez forte, toutefois pas tellement forte que l'œil en soit altéré ou fatigué rapidement; pour une telle intensité l'impression incolore est considérée comme du blanc. Lors d'une diminution de cette intensité, l'impression est rattachée d'abord au gris, et finalement au noir : le noir correspond à l'absence de toute lumière dans l'œil. Par conséquent on peut se rapprocher du noir, non seulement en allant du blanc au gris, mais encore en partant de toute nuance colorée, pâle ou saturée, et en diminuant la clarté de cette nuance. Comme toutes les impressions lumineuses convergent vers le noir quand la clarté diminue, on obtient une représentation symbolique de toutes les impressions lumineuses possibles en élevant sur la surface des couleurs un cône dont le sommet indique le noir.

Les plus importants résultats qui découlent des expériences sur le mélange des couleurs, et qui se reconnaissent par la simple inspection de la table symbolique des couleurs, sont les suivants : d'une part, chaque impression lumineuse colorée ou incolore peut être produite, d'une façon variant à l'infini, en combinant des espèces de lumière homogène (il ne faut en excepter que les impressions colorées complètement saturées); d'autre part, pour produire une impression lumineuse déterminée quelconque, trois différentes espèces de lumière homogène suffisent. En admettant que chaque élément conducteur du nerf optique soit à même de transmettre n'importe quelle impression lumineuse, il faudrait qu'à chacune de ces impressions lumineuses corresponde une forme d'excitation déterminée de l'élément conducteur, et il resterait à expliquer comment une et même forme d'excitation peut être provoquée par différentes combinaisons des vibrations de l'éther. Soit qu'on se place sur le terrain de la théorie des énergies spécifiques des sens et qu'on ne fasse valoir pour l'excitation dans les voies nerveuses de conduction que des différences quantitatives, soit qu'on attribue à la même fibre nerveuse des formes d'excitation qualitativement différentes, c'est-à-dire, différentes par le rhythme, toujours est-il qu'on doit admettre entre la lumière et la conscience l'existence d'un dispositif à l'aide duquel des mélanges différents de lumière objective sont capables de produire la *même* impression lumineuse. Comme la solution de ce problème fondamental n'est pas facilitée en abandonnant la théorie des énergies spéci-

fiques, nous ferons bien de conserver cette théorie qui permet l'explication la plus facile.

Le fait qu'une impression lumineuse quelconque peut être provoquée en combinant seulement trois impressions correspondantes à de la lumière homogène différente, trouve son expression la plus simple dans l'hypothèse qui admet l'existence de trois catégories d'éléments visuels (fibres conductrices avec appareils terminaux périphériques et centraux) dont chacune, quand elle est excitée, transmet une impression déterminée ; ces impressions colorées élémentaires doivent être telles que de leur combinaison puissent résulter toutes les sensations lumineuses possibles ; comme un coup d'œil jeté sur la table chromatique l'apprend, ces trois impressions élémentaires sont le rouge, le vert et le violet. L'énergie spécifique des trois catégories d'éléments visuels serait donc la sensation du rouge, du vert et du violet, ce qui revient à dire que nous ne verrions que du rouge tout à fait saturé si la catégorie rouge était excitée seule, et ainsi de suite. Quand nous fixons l'extrémité à ondes longues du spectre, nous voyons en réalité un rouge relativement saturé ; mais la saturation de cette impression colorée peut encore être augmentée quand l'œil a été fatigué d'abord par la lumière verte et violette ; on en conclut que la lumière homogène qui possède les plus longues ondes n'excite pas seulement les éléments du rouge, mais aussi, quoique à un degré beaucoup plus faible, les éléments du vert et du violet. D'après cela, il est légitime d'admettre que l'excitant adéquat des appareils terminaux périphériques des trois catégories est constitué par la lumière, mais que la lumière à ondes plus longues agit *principalement* sur les éléments du rouge, celle à ondes moyennes sur les éléments du vert, et celle à ondes plus courtes sur les éléments du violet.

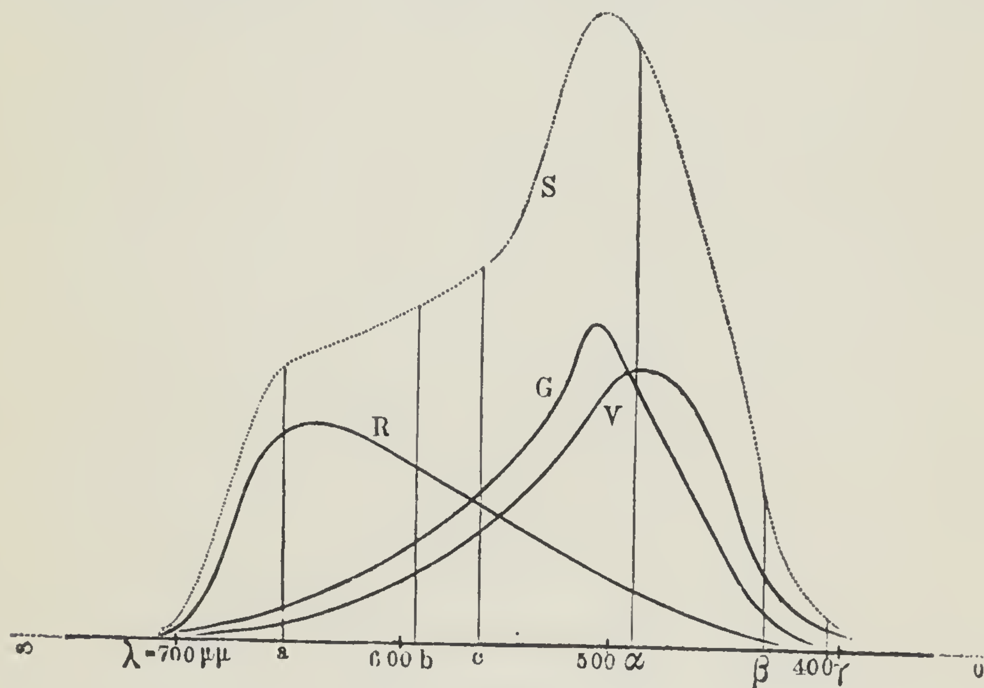
L'hypothèse la plus simple, pour expliquer la formation de l'impression lumineuse blanche par le mélange de diverses espèces de lumière homogène, consiste à admettre qu'on ne perçoit aucune couleur quand aucune des trois catégories d'éléments visuels n'est excitée plus que les autres.

Expérimentalement il est possible de réaliser la combinaison suivante : on peut préparer, pour éclairer une surface de grandeur identique, une fois pour toutes, une lumière homogène d'une longueur d'onde quelconque (λ) ayant une intensité (I) identique pour toutes les espèces de lumière. L'énergie de rayonnement est considérée ici comme mesure de l'intensité. On peut également faire varier l'intensité des diverses espèces de lumière homogène, et indiquer exactement le rapport d'intensité dans lequel deux d'entre elles ont été employées. En se servant ainsi successivement de deux espèces de lumière complémentaire

($\lambda = a$ et $\lambda = \alpha$) pour éclairer la même surface, on obtient le rapport des intensités dans les formules :

$$I_a : I_\alpha = \varkappa$$
$$I_b : I_\beta = \chi$$
$$I_c : I_\gamma = \psi$$

Ce rapport indique donc dans quelle intensité il faut mélanger les diverses espèces de lumière pour obtenir l'impression du blanc. La table chromatique de la fig. 34 a été construite en tenant compte de telles expériences ; le point du blanc y divise les lignes qui réunissent respectivement les points des deux espèces de lumière complémentaire dans les rapports qui résultent de ces expériences. On peut utiliser également ces rapports d'intensité pour construire trois courbes dont chacune représente l'intensité d'excitation de chacun des trois éléments visuels hypothétiques (éléments rouge, vert et violet) comme fonction de la longueur d'onde de la lumière agissant, une fois pour toutes, avec une intensité identique (énergie de rayonnement). Si on désigne la fonction pour l'élément rouge par $f_r(\lambda)$, celle pour l'élément vert par $f_g(\lambda)$ et celle pour



35.

l'élément violet par $f_v(\lambda)$, alors les ordonnées, qui correspondent à l'espèce de lumière $\lambda = a$, doivent être représentées par $f_r(a)$, $f_g(a)$, $f_v(a)$, les ordonnées qui correspondent à l'espèce de la lumière complémentaire $\lambda = \alpha$, par $f_r(\alpha)$, $f_g(\alpha)$, $f_v(\alpha)$, et ainsi de suite. Les trois courbes doivent remplir les conditions suivantes :

$$f_r(a) + \varkappa f_r(\alpha) = f_g(a) + \varkappa f_g(\alpha) = f_v(a) + \varkappa f_v(\alpha)$$
$$f_r(b) + \chi f_r(\beta) = f_g(b) + \chi f_g(\beta) = f_v(b) + \chi f_v(\beta)$$
$$f_r(c) + \psi f_r(\gamma) = f_g(c) + \psi f_g(\gamma) = f_v(c) + \psi f_v(\gamma)$$

etc., pour toutes les paires d'espèces de lumière homogène et complémentaire,

Dans la figure 35 on voit au-dessus d'une ligne d'abscisse de telles courbes R, G et V ; la longueur de l'abscisse augmente en raison inverse de la longueur d'onde. Pour chaque espèce de lumière homogène entre a et c se trouve une espèce de lumière homogène complémentaire entre α et γ. Mais pour les espèces de lumière qui se trouvent entre c à α, il n'existe aucune espèce de lumière homogène complémentaire ; par conséquent dans cette étendue, le procédé adopté jusqu'ici devient insuffisant pour la construction des courbes, et il faut ici faire appel à d'autres expériences.

Nous savons que la lumière, composée de toutes les espèces de lumière à intensité égale, produit l'impression du blanc. On peut en déduire, comme condition à laquelle les courbes doivent suffire, que les segments d'aire qu'elles délimitent doivent être égaux, c'est-à-dire que

$$\int_{\infty}^{0} f_r(\lambda)d\lambda = \int_{\infty}^{0} f_g(\lambda)d\lambda = \int_{\infty}^{0} f_v(\lambda)d\lambda.$$

D'autres conditions, auxquelles ces trois courbes doivent suffire pour correspondre aux faits, résultent des expériences sur l'ordre successif dans lequel les différentes espèces de lumière franchissent le seuil de l'excitation quand leur intensité augmente uniformément. Les rayons d'une longueur d'onde d'environ 520 $\mu\mu$ (dans le vert) franchissent en premier lieu cette limite. Il faut donc qu'en cet endroit la courbe S construite au-dessus de la ligne des abscisses, et dont les ordonnées sont égales à

$$f_r(\lambda) + f_g(\lambda) + f_b(\lambda)$$

ait son maximum, etc. Finalement on peut éclairer deux champs de comparaison A et B, chacun par une paire d'espèces de lumière complémentaire, soit A avec $a + \varkappa\alpha$ et B avec $b + \chi\beta$, et on peut choisir les intensités de telle manière que A et B apparaissent non seulement également incolores, mais aussi également clairs ; admettons que ce soit le cas quand

$$\frac{a + \varkappa\alpha}{\beta + \chi\beta} = \zeta.$$

De là résultent, comme conditions auxquelles les courbes doivent suffire, les équations de la forme :

$$f_r(a) + \varkappa f_r(\alpha) = \zeta[f_r(b) + \chi f_r(\beta)]$$
$$f_g(a) + \varkappa f_g(\alpha) = \zeta[f_g(b) + \chi f_g(\beta)] \text{ etc.}$$

La construction des courbes ci-jointes ne peut avoir la prétention d'être l'expression du rapport effectif des faits à tous les points de vue, mais elle se

prête bien à donner une idée claire des conditions auxquelles il doit être satisfait dans cette construction, si l'hypothèse exposée suffit d'ailleurs pour expliquer les faits.

La multiplicité des sensations colorées que nous avons considérées jusqu'ici n'existe qu'à la région polaire de la rétine; elle se restreint de plus en plus pour les parties latérales et disparaît complètement vers l'équateur de la rétine, de sorte qu'à ce dernier niveau toute espèce de lumière produit l'impression du blanc. Ce fait peut être mis en harmonie avec l'hypothèse de Young et Helmholtz, qui a pour but d'expliquer la multiplicité des couleurs, en admettant que, vers la phériphérie de la rétine, les différences d'excitabilité des trois espèces d'éléments visuels par les différentes espèces de rayons diminuent de plus en plus pour disparaître finalement d'une manière complète. Cette hypothèse ne suffit pas seulement à expliquer la faiblesse physiologique du sens des couleurs dans la périphérie de la rétine, mais elle permet encore de rapporter les faits d'anomalies du sens des couleurs *(dyschromatopsie)* à des écarts des courbes normales de l'excitabilité.

Il est démontré encore que la forme des courbes d'excitabilité dépend de l'intensité de la lumière qui pénètre dans l'œil; l'observation immédiate l'indique déjà; car elle constate, d'une part, que l'éclairage vif fait pâlir les couleurs saturées — c'est là dessus que peut reposer la préférence qu'ont les peuples du Sud pour les nuances colorées saturées dans l'architecture — et on sait, d'autre part, que de petites surfaces colorées, dont l'intensité d'éclairage s'accroît graduellement à partir de zéro, se dessinent sur le fond noir comme surfaces claires avant que leur couleur puisse être reconnue. Toutefois l'étendue de rétine atteinte par la lumière joue dans ce dernier phénomène un rôle très remarquable; en effet, une petite surface est reconnue colorée plus vite qu'un point, et plusieurs points disséminés plus vite qu'un point isolé. Si les étoiles, dont le spectre démontre qu'elles émettent de la lumière colorée, nous apparaissent blanches dans certaines conditions d'éclat, c'est un cas particulier rentrant dans les remarques précédentes.

Les limites de la visibilité du spectre peuvent être déterminées en ce que les vibrations de l'éther, ayant une longueur d'onde plus grande que $0,75\mu$ ou plus petite que $0,4\mu$, sont absorbées par les substances de l'appareil dioptrique, ou bien en ce que la rétine est insensible à de tels rayons. On se fera une idée de l'énergie de rayonnement qui peut exister, sans devenir visible, dans la partie ultra-rouge du spectre, si on fait passer la lumière du soleil ou d'une lampe électrique à arc à travers une lentille collectrice remplie par une solu-

tion d'iode dans le sulfure de carbone; une lamelle de platine, mise au point focal de cette lentille, devient incandescente pendant que la lentille elle-même apparaît complètement noire. D'autre part, les corps fluorescents deviennent lumineux quand ils sont placés dans la partie ultra-violette, et jusque là complètement obscure, d'un spectre projeté sur un écran.

Comme les expériences spéciales l'ont démontré, les milieux de l'œil sont en réalité très peu diathermanes, et ils absorbent aussi considérablement les rayons ultra-violets; cette absorption est exercée surtout par le cristallin. Ainsi les yeux atteints d'aphakie à la suite de l'opération de la cataracte verraient la partie du spectre à onde courte sur une étendue plus grande qu'auparavant. Pour ce côté du spectre la limite de la visibilité de l'œil normal semble donc être donnée par l'absorption dans les milieux de l'œil, et non par la sensibilité de la rétine. Il paraît invraisemblable que la rétine soit sensible aux rayons ultra-rouges, car sans cela les rayons thermiques qui partent des parois de l'œil lui-même devraient troubler la différenciation des images fournies par les objets extérieurs.

La sensibilité de la rétine est la plus développée pour les rayons de la partie verte du spectre. Puis vient la sensibilité pour le vert-bleu et le bleu, puis celle pour le jaune, et finalement celle pour le rouge. Quand on chauffe graduellement du platine et qu'ainsi l'intensité de rayonnement s'accroît uniformément pour toutes les longueurs d'onde à mesure que la température s'élève, le spectre présente d'abord une bande visible dans le vert, qui s'étend ensuite plus rapidement vers le bleu que vers le rouge.

La faculté que l'œil possède de reconnaître les différences d'intensité est distribuée sur les parties du spectre à peu près comme la valeur de l'excitation limite; cette faculté est au maximum dans la partie verte, où une modification d'intensité de $^1/_{250}$ suffit pour produire une différence marquée dans l'intensité de la sensation; pour le violet, cette différence doit atteindre $^1/_{100}$, pour le rouge $^1/_{70}$. La sensibilité différentielle pour la lumière blanche occupe le milieu; pour une clarté suffisante elle équivaut à $^1/_{150}$, mais elle s'affaiblit très rapidement quand la clarté diminue.

La faculté que l'œil présente de distinguer diverses espèces de lumière homogène d'après une légère différence de longueur d'onde par le ton de la couleur offre des différences notables pour chacune des parties du spectre; cette sensibilité différentielle aux tons des couleurs est au maximum pour le bleu-vert, où, pour une longueur d'onde de $490\mu\mu$, il suffit d'une modification de moins de $1\mu\mu$ pour qu'une modification du ton de la couleur soit perçue. Un second

maximum se trouve dans le jaune avec 580μμ, tandis que vers les deux extrémités du spectre cette sensibilité différentielle diminue considérablement ; ainsi avec 450μμ la modification doit valoir 2,16μμ pour être perçue ; avec 650μμ il faut une modification de 4,6μμ, A chacune des extrémités, rouge et violette, du spectre, il existe une étendue où une modification de la longueur d'onde ne détermine que des modifications dans la sensation de clarté, mais non dans celle du ton de la couleur. Comme tout l'intervalle des vibrations de l'éther qu'on peut distinguer par le ton de la couleur comprend environ 240μμ de longueur d'onde, et comme la différence moyenne nécessaire équivaut à 1,7μμ environ, il s'ensuit qu'environ 120 nuances de couleur peuvent être distinguées dans la lumière spectrale.

Quand la lumière qui frappe la rétine monte subitement d'une intensité faible à une intensité plus grande, la sensation nouvelle ne s'établit pas aussitôt dans toute sa force ; il s'écoule un temps mesurable jusqu'à ce que la sensation atteigne la plus grande valeur sous l'influence de cette nouvelle intensité ; ce temps constitue la durée *d'accroissement de la sensation lumineuse,* à laquelle une durée analogue de décroissement fait pendant. Cette durée, qui indique une certaine inertie de la rétine, permet de conclure que l'énergie doit prendre des formes intermédiaires pour passer de la forme de vibrations éthérées à celle qui constitue la base de l'excitation nerveuse. La grandeur relativement considérable de cette durée, environ 1/6 de seconde, rend probable l'opinion qu'il s'agit ici de l'interposition de processus chimiques.

On peut se convaincre du fait de l'accroissement et du décroissement de l'excitation rétinienne quand on regarde un disque divisé en secteurs noirs et blancs qu'on fait tourner avec une vitesse uniformément accélérée. Si le disque est en repos ou tourne très lentement, on voit les limites entre le noir et le blanc avec netteté ; quand la vitesse s'accroît, les limites deviennent confuses. Ce résultat ne peut être dû qu'à cette particularité, que la modification dans l'intensité de la sensation s'établit plus lentement que la modification dans l'intensité de l'éclairage des éléments rétiniens. Si la vitesse de rotation augmente encore, on ne reconnait plus les secteurs, mais on perçoit un ondoiement. Quand la vitesse est devenue si rapide que sur chaque point de la rétine le blanc et le noir se remplacent successivement environ vingt cinq fois par seconde, on croit voir une surface grise ardoisée uniformément claire. L'intensité de l'excitation dans chaque point de la rétine n'a plus de temps, lors du passage d'un secteur blanc, de se développer complètement, et, pendant le passage du noir, de descendre à zéro, et c'est de là que provient l'ondoiement ; finalement quand les oscillations

de l'intensité de l'excitation deviennent imperceptibles, on voit un gris uniforme. La clarté de ce gris est, par rapport à la clarté des secteurs blancs en repos, comme l'aire des secteurs blancs est à l'aire du disque tout entier. Tandis que l'œil ne nous renseigne plus sur un échange entre clair et obscur qui se répète 25 fois à la seconde, nous percevons, au contraire, par la peau 1500 excitations isolées à la seconde comme autant de discontinuités dans l'excitation.

Si on laisse tomber subitement, sur un endroit de la rétine non éclairé jusque là, de la lumière d'une certaine intensité et qu'on l'y conserve dans la même intensité, l'intensité de la sensation après avoir atteint son maximum, environ en 1/6 de seconde, diminue bientôt d'une manière notable. La rétine peut donc être fatiguée, ce qui parle encore en faveur de l'intervention de processus chimiques. A-t-on fixé pendant un certain temps un disque blanc sur fond noir, et glisse-t-on subitement devant cet objet une surface uniformément blanche, on croit voir sur cette dernière un disque noir ayant la grandeur du disque clair qu'on avait fixé jusqu'alors. La lumière qui part de la surface blanche avec une intensité uniforme ne peut plus exciter la partie de la rétine qui a été fatiguée par un éclairage antérieur continu, au même degré que la partie restante de la rétine : l'illusion sensorielle produite ainsi s'appelle *image consécutive négative*. Si le disque employé pour produire la fatigue de la rétine n'envoie pas de la lumière blanche, mais une lumière colorée, l'image consécutive négative est colorée par la couleur complémentaire. Emploie-t-on, pour éclairer le disque qui doit fatiguer, un mélange des couleurs spectrales vert, jaune et bleu, alors le rouge spectral regardé par la rétine fatiguée apparaît plus saturé que si on le regardait avec la rétine non fatiguée; on en conclut que le rouge spectral n'excite pas seulement les éléments rétiniens sensibles au rouge, mais aussi, quoique à un degré beaucoup plus faible, les éléments sensibles au vert et au violet; de là il résulte que la saturation de la sensation du rouge souffre davantage quand la rétine n'est pas fatiguée que dans le cas où l'excitabilité des éléments sensibles au vert et au violet a été abaissée par la fatigue.

Si on regarde quelques instants avec un œil reposé un objet clair, tel que la cloche d'une lampe, l'image claire persiste encore pendant peu de temps après la fermeture de l'œil, puis elle disparaît pour réapparaître encore une fois, après un court intervalle sans sensation, avec une notable clarté et une grande netteté; c'est ce qu'on appelle *image consécutive positive*.

Quand on regarde des champs clairs sur un fond noir leurs parties périphé-

riques paraissent plus claires que leur centre, et le fond noir paraît être dans le voisinage immédiat des champs clairs, plus obscur qu'à une distance plus grande. Le renforcement du clair et de l'obscur à la limite commune constitue le *contraste*. On doit s'imaginer que l'excitabilité de chacun des éléments de la rétine n'est pas indépendante de la lumière qui frappe les éléments voisins, et que, spécialement dans le voisinage d'éléments non éclairés, il existe une plus grande sensibilité que dans le voisinage d'éléments éclairés. On obtient un phénomène de contraste coloré quand on regarde un disque blanc modérément clair sur fond coloré; on ne voit pas alors le disque en blanc, mais sous la couleur complémentaire de celle du fond.

Quand on regarde sur un fond noir des carrés clairs qui se touchent exactement par leurs angles, les carrés clairs paraissent agrandis, comme si les angles ne se touchaient plus par des points, mais étaient fusionnés plus largement entre eux; on peut en conclure que les parties non éclairées de la rétine, situées dans le voisinage immédiat des parties éclairées, participent à l'excitation de ces dernières, par *irradiation*, suivant l'expression reçue.

Comme mesure de la sensibilité de la rétine à la lumière on peut prendre la valeur limite de la sensation, c'est-à-dire la plus petite intensité de lumière qui suffit justement pour produire une sensation lumineuse. Cette valeur limite est influencée notablement par cette circonstance que la rétine, même complètement mise à l'abri de la lumière, n'est jamais dépourvue d'excitation. Dans une chambre sans aucune pénétration de lumière on ne perçoit pas une obscurité complète, mais une lueur très faible qui se modifie continuellement dans le temps, dans l'espace et en couleur; elle est due à la *lumière propre de la rétine*. La plus petite intensité perceptible d'une lumière extérieure dépend de la grandeur de la surface rétinienne éclairée; un point faiblement lumineux n'est pas encore perçu alors qu'une petite surface dont chacun des points émet la même quantité de lumière est déjà vue. De même, un certain nombre de points faiblement lumineux, séparés entre eux par des espaces obscurs, peuvent être déjà vus quand un seul de ces points présenté à l'œil passerait inaperçu. Dans le voisinage de la valeur limite toute sensation lumineuse est incolore, même quand elle est provoquée par de la lumière spectrale simple. La couleur exacte est reconnue seulement lors d'une intensité un peu plus élevée, et ici encore des points éclairés simultanément se soutiennent mutuellement, que l'éclairage parte d'une surface ou de points disséminés.

La valeur limite de la sensation lumineuse est de moindre importance pour l'usage de l'œil que la *sensibilité différentielle de la rétine*. Nous sommes

appelés, bien moins à reconnaître dans l'obscurité complète la plus faible lueur, qu'à distinguer entre elles les parties différemment éclairées du monde extérieur. La sensibilité différentielle de la rétine est le plus développée pour une sensation d'intensité moyenne, et l'intensité elle-même de la sensation ne dépend pas seulement de l'intensité et de la quantité de la lumière qui frappe la rétine, mais aussi, à un haut degré, de l'état momentané de la rétine. Si nous passons de l'éclairage clair du jour dans une chambre modérément obscure, nous pouvons à peine, au premier moment, y distinguer les objets; mais, après quelque temps, l'intensité non modifiée de l'éclairage suffit pour nous permettre de distinguer même de fins détails; l'œil s'est adapté à l'intensité nouvelle de la lumière. L'inverse se présente quand on retourne en pleine clarté du jour : celle-ci éblouit d'abord l'œil; pendant cet état d'éblouissement, la sensibilité différentielle est très petite à cause de la valeur trop grande de l'intensité de la sensation.

L'iris et la rétine contribuent à *adapter l'œil* pour les différentes intensités d'éclairage. L'intensité lumineuse des images rétiniennes dépend, comme on s'en convainc facilement, de la largeur de la pupille, et l'expérience nous apprend que cette largeur se règle d'après la somme des quantités de lumière qui tombe sur les deux yeux. Lors d'un séjour prolongé dans l'obscurité, les pupilles se dilatent au maximum, de sorte que les membranes iriennes ne forment plus qu'un bord tout à fait mince ; c'est ce qui ressort de photographies instantanées faites avec la lumière du magnésium. Dans un éclairage habituel on trouve que le diamètre de la pupille est égal dans les deux yeux chez les hommes sains; cette identité de la largeur des deux pupilles se conserve encore, même quand on éclaire différemment les deux yeux. Ainsi l'observation des modifications pupillaires chez soi-même comme chez d'autres est très facilitée; car on peut utiliser l'un des yeux pour observer, l'autre pour lui faire subir la modification de l'intensité de l'éclairage.

On constate le plus facilement et le plus exactement les modifications du diamètre pupillaire dans son propre œil quand on fixe un point lumineux (l'image réfléchie d'une gouttelette de mercure ou d'une bague brillante, ou le trou d'épingle pratiqué dans une carte placée entre la lampe et l'œil) qui est situé notablement en deçà du punctum proximum; on obtient ainsi un cercle de divergence dont le diamètre augmente et diminue avec la largeur de la pupille. Si on ferme l'autre œil pendant qu'on fixe ce cercle de divergence, on voit que le cercle s'étend, mais que la nouvelle position d'équilibre n'est atteinte définitivement qu'après certaines oscillations; l'inverse se présente, mais un peu plus rapidement, quand on rouvre l'autre œil.

Lors de ces observations on reconnaît que la vitesse avec laquelle la largeur de la pupille se modifie est beaucoup plus grande que celle avec laquelle l'œil s'adapte pour la vision nette lors d'une forte modification dans l'intensité de l'éclairage. En réalité, le mouvement de l'iris ne sert pas seulement à la vision distincte, mais aussi, et même d'une manière prédominante, à protéger le fond de l'œil contre une altération par la lumière trop vive. D'autre part, on a découvert dans les éléments de la rétine elle-même des processus, à évolution lente, qui s'accomplissent sous l'influence d'un éclairage modifié, et qui pourraient bien être la cause de ce fait que la rétine devient plus sensible lors d'un séjour dans l'obscurité, moins sensible par l'exposition à la lumière. On ne rencontre le rouge rétinien dans l'article externe des bâtonnets que dans des yeux dits obscurs, c'est-à-dire dans des yeux qui ont été mis à l'abri de toute lumière jusqu'au moment de leur préparation faite immédiatement après la mort. Même dans les rétines isolées le rouge rétinien pâlit très rapidement sous l'influence de la lumière mélangée, tandis qu'il se conserve dans la lumière rouge. Les segments internes des cônes des yeux obscurs sont beaucoup plus longs et plus minces que ceux des yeux éclairés; il paraît qu'ils se contractent sous l'influence prolongée de la lumière. Dans la rétine de l'œil obscur la fuscine de l'épithélium pigmentaire se trouve réunie autour des noyaux, de telle manière que les surfaces terminales des segments externes des bâtonnets, ainsi que les prolongements protoplasmatiques des cellules épithéliales qui pénètrent entre les bâtonnets, en sont presque complètement dépourvues. Si l'on essaye d'isoler la rétine dans de tels yeux, on constate généralement qu'elle se détache de la couche des cellules pigmentaires parce que les prolongements qui pénètrent entre les bâtonnets et les cônes s'en séparent et en sont retirés sans se briser. Par contre, on trouve, dans les yeux éclairés, que la fuscine est amassée tant à l'extrémité des bâtonnets que dans les prolongements situés entre les segments externes, et que même elle a pénétré en partie jusqu'entre les segments internes des cônes et des bâtonnets; comme les segments externes des bâtonnets sont alors gonflés, ils se trouvent plus rapprochés entre les prolongements pigmentaires également plus compactes : de là la rétine de l'œil éclairé adhère solidement à l'épithélium pigmentaire. Dix à quinze minutes suffiraient pour que le pigment achève sa progression complète, tandis que, pour sa retraite, il a besoin d'une heure et demie à deux heures. Dans l'explication, qu'on pourrait donner plus tard, concernant les relations de ces modifications objectives de la rétine avec l'adaptation pour le clair et l'obscur, il faudra, sans doute, tenir compte du fait qu'on a reconnu une action chimique de la fuscine sur les cellules visuelles :

en effet, le rouge rétinien qui a pâli sous l'influence de la lumière peut être régénéré par le contact avec l'épithélium pigmentaire.

La sensibilité différentielle pour la lumière atteint son apogée sous un éclairage ordinaire dans le centre de la rétine et diminue, d'une manière relativement rapide, vers la périphérie. Pour un éclairage très faible on a, au contraire, constaté jusqu'ici que la sensibilité différentielle est plus grande au voisinage de la tache jaune que dans la fovea centralis ; on peut supposer que cette différence est due à ce que l'adaption pour l'obscur s'achève plus lentement dans la fovea centralis.

L'étendue du monde extérieur qui peut impressionner chaque œil sans que celui-ci exécute des mouvements s'appelle *champ visuel ;* dans ce champ existe un endroit qui n'est pas vu, pour lequel l'œil est aveugle. On peut se convaincre directement de ce fait si l'on fixe avec l'œil droit, l'œil gauche étant fermé, la surface noire gauche à la distance où le livre est tenu lors de la lecture, (distance quadruple de l'écartement des deux surfaces noires) ; on peut instituer





la même expérience avec l'œil gauche et le cercle droit. On constate, dans le premier cas, que la surface blanche du papier est ininterrompue à droite au moment où le cercle gauche est vu distinctement ; c'est absolument comme si le disque noir droit n'existait pas, mais il apparaît dès que l'œil exécute un petit mouvement dans n'importe quelle direction. On peut conclure qu'il y a une région de la rétine qui ne reçoit pas d'image du monde extérieur ou qui demeure insensible à cette dernière ; mais il n'existe aucune raison tendant à faire admettre qu'il n'y a pas d'image formée sur cette région, tandis que la construction de l'image du cercle droit dans l'œil droit, lorsqu'on fixe le cercle gauche fait placer cette image sur le point d'entrée du nerf optique ; or, à ce niveau (papille du nerf optique) toute l'épaisseur de la rétine est constituée uniquement par des fibres nerveuses ; tous les autres éléments font défaut. Cette région de la rétine constitue la *tache aveugle.* Dans l'usage ordinaire que nous faisons des yeux nous n'avons pas conscience de la présence de cette tache, ce qui provient de ce que la partie du monde extérieur qui correspond à la tache aveugle est comblée dans notre conscience par des impressions identiques à celle du voisinage ; ainsi dans notre expérience la

tache noire du papier apparaît aussi blanche que ses alentours, et dans le cas où nous regardons des disques blancs sur fond noir, le noir ne paraît pas interrompu par du blanc au niveau de la tache aveugle. Ainsi donc, les régions du monde extérieur qui émettent des quantités même considérables de lumière ne provoquent pas d'impression lumineuse quand leur image tombe sur la papille du nerf optique ; nous devons en conclure que les fibres nerveuses optiques elles-mêmes sont insensibles à la lumière. En dehors de la tache aveugle, toutes les régions de la rétine que la lumière incidente peut atteindre sont sensibles à la lumière, quoique à des degrés divers.

Les impressions lumineuses transmises par les diverses régions de la rétine peuvent différer entre elles par leur clarté, leur coloration et leur saturation. Si les impressions lumineuses transmises par deux régions distinctes de la rétine sont indentiques à ces trois points de vue, elles se distinguent encore néanmoins l'une de l'autre par leur rapport dans l'espace ; cette différence est celle du *signe local;* aussi l'on dit que l'impression fournie par chaque région de la rétine est munie d'un signe local particulier.

Chaque point de la rétine reçoit de la lumière du point objectif qui est situé en dehors de l'œil sur la droite passant par le point rétinien et le point nodal réduit. Admettons quatre points de notre rétine, voisins du centre rétinien et symétriques par rapport à ce centre, soit un point supérieur a, un point inférieur b, un point gauche c, et un point droit d ; le point a reçoit de la lumière d'un point objectif situé au-dessous de l'axe oculaire prolongé, et le point c d'un point objectif situé à droite de cet axe. De deux points donnés nous appelons supérieur celui que nous arrivons à toucher avec le doigt en luttant davantage contre la pesanteur. Afin que nous puissions dire que de deux points l'un est situé plus à droite, il suffit de constater que nous devons mouvoir le bras droit à une distance plus grande du plan médian avant de l'atteindre. Puisque les images des points, que nous reconnaissons par le toucher comme situés en haut, se forment toujours en bas sur la rétine, la représentation d'en haut se lie aux impressions visuelles fournies par la partie inférieure de la rétine, et ainsi de suite. Evidemment cette interprétation ne s'applique pas seulement aux moitiés supérieure et inférieure, droite et gauche de la rétine, mais aussi à tous les points de la rétine, quelle que soit leur orientation ; les impressions correspondantes de ces points affectent ainsi dans leur représentation des rapports bien déterminés avec l'espace, ce qui forme précisément leur signe local.

Supposons que deux des points rétiniens indiqués tantôt se rapprochent de

plus en plus; il surviendra un moment où la distance sera telle qu'ils se distingueront encore justement par le signe local, c'est-à-dire où ils pourront justement encore être perçus comme des points distincts; si à ce moment on tire de chacun des points une ligne droite qui passe par le point nodal réduit, le prolongement des deux lignes délimite dans le monde extérieur une surface en dedans de laquelle l'œil n'est plus à même de distinguer des détails : l'angle que forme ces deux lignes entre elles se nomme le *plus petit angle visuel*. On a cherché à déterminer empiriquement cet angle; pour cela un système de signes visuels représentés par des points équidistants est éloigné peu à peu de l'œil jusqu'à la dernière distance où ils sont encore reconnus comme un système de points séparés : en tenant compte de la distance comprise à ce moment entre le tableau et l'œil, comme aussi de la distance respective des points, on peut calculer le plus petit angle visuel, que l'on trouve être d'une minute. La distance de deux points de la rétine, d'où partent des lignes droites qui les relient au point nodal de l'œil en formant un angle d'une minute, équivaut environ à la largeur d'un cône; l'explication la plus simple de l'expérience serait donc que deux points peuvent être perçus distincts l'un de l'autre, lorsque entre leurs images sur la rétine il se trouve au moins un cône qui n'est pas atteint par la lumière.

Les cônes jouent un rôle particulier dans la vision distincte; c'est ce qui ressort du fait qu'au niveau de la tache jaune la rétine ne comprend plus, en dehors de l'épithélium pigmentaire, qu'une couche de cônes. Si l'étude de la fine structure des couches rétiniennes ne démontre pas, elle rend au moins très probable que l'excitation de chaque cône peut être accompagnée de l'excitation d'une seule fibre nerveuse du nerf optique. Toutefois le nombre total des cônes de la rétine constitue un multiple du nombre des fibres nerveuses du nerf optique; mais rien n'empêche d'admettre qu'une fibre nerveuse du nerf optique appartient en particulier à chaque cône dans l'étendue de la vision distincte, tandis que vers la périphérie de la rétine chacune des fibres nerveuses régirait un nombre de plus en plus grand de cônes, qui sont, du reste, ici dispersés çà et là. Représentons-nous que chaque signe local est lié à chaque fibre optique comme une partie de son énergie spécifique; de cette manière l'hypothèse énoncée ci-dessus rendra compte de la différence que présente le plus petit angle visuel au centre et à la périphérie de la rétine. Elargissons encore cette hypothèse en admettant que les groupes de cônes qui appartiennent à des fibres optiques différentes ne sont pas délimités les uns des autres dans la périphérie de la rétine, mais qu'ils empiètent sur leur terrain respectif; on expliquera

encore de la même manière une autre différence importante qui existe entre le fonctionnement de la rétine au centre et à la périphérie : ainsi la périphérie, qui ne fournit qu'un très petit nombre d'images distinctes, se prête mieux que le centre à fixer l'attention sur les phénomènes de mouvement ; à cet effet il suffit qu'un point d'image ou un cercle de divergence, qui se meut par la périphérie de la rétine, traverse rapidement des régions munies d'un signe local distinct.

Le fait que la rétine se trouve réduite dans la région de la vision distincte, dans la tache jaune, à ses couches les plus externes indique déjà qu'il faut rechercher dans ces couches mêmes la sensibilité lumineuse proprement dite, c'est-à-dire la propriété de transformer la lumière en excitation de la substance vivante. Mais nous possédons encore d'autres preuves en faveur de cette thèse. L'insensibilité de la couche des fibres nerveuses pour la lumière ressort déjà du fait démontrant que la papille du nerf optique, composée uniquement de fibres nerveuses, est aveugle. Ensuite les conditions sous lesquelles on peut rendre visibles les vaisseaux rétiniens à l'œil lui-même ont aussi de l'importance pour la question qui nous occupe. Si on se place, muni d'une bougie allumée, à l'extrémité d'un corridor obscur, si l'on ferme un œil et si l'on regarde fixement avec l'autre dans l'obscurité, si enfin on meut la bougie à une certaine distance de l'œil dans une direction circulaire autour de l'axe oculaire, on voit apparaître, sur un fond d'un éclat métallique brillant, une arborisation imposante, et en même temps délicate jusque dans ses détails ; cette figure ramifiée se meut aussi longtemps que la lumière est en mouvement, s'arrête, et puis disparaît dès que la lumière devient immobile, pour reparaître aussitôt que la lumière reprendra son mouvement. Celui qui a appris à connaître, sur des préparations anatomiques injectées, la forme caractéristique des ramifications de l'artère centrale de la rétine, reconnaît aussitôt cette artère avec une certitude absolue ; aussi l'on est autorisé à conclure que ce phénomène consiste, et ne peut consister, que dans la perception de l'ombre projetée par les vaisseaux rétiniens sur la couche sensible à la lumière. Le rayon directeur de la lumière émise par la bougie forme avec l'axe de l'œil un angle considérable et, comme conséquence de cette incidence oblique, il se produit sur la périphérie de la rétine une image imparfaite de la flamme. La région rétinienne périphérique occupée par l'image émet de la lumière diffuse, et se prête ainsi à projeter l'ombre de corps opaques, ombre qui naturellement doit être située sur le côté opposé à la lumière. Or les gros vaisseaux rétiniens sont situés dans la couche des fibres nerveuses ; de là leurs capillaires pénètrent dans la couche granuleuse interne, mais ne dépassent point la limite de la couche réticulée

externe. Les recherches, qui ont eu pour but de déterminer les angles de déplacement de la source lumineuse et ceux de l'image correspondante de l'ombre d'une grosse branche vasculaire, ont donné des valeurs dont on doit conclure, que la perception de l'ombre se fait par l'intermédiaire des couches les plus externes de la rétine.

D'après ces différentes données il n'y a que les bâtonnets et les cônes ou l'épithélium pigmentaire qui peuvent être considérés comme sensibles à la lumière. Dans ces trois catégories d'éléments histologiques on a constaté des modifications qui sont déterminées par la lumière : la décoloration du rouge optique dans les segments externes des bâtonnets, la contraction des segments internes des cônes, et la migration de la fuscine dans l'épithélium pigmentaire. La décoloration du rouge optique par la lumière et sa régénération sous l'influence de la fuscine ne peuvent intervenir directement dans l'acte visuel; en effet, les bâtonnets seuls renferment du rouge optique, les cônes qui existent exclusivement dans la fovea centralis en sont dépourvus. Néanmoins toutes les expériences qui ont trait au rouge optique ont une grande importance; car elles démontrent le fait d'une action chimique de la lumière dans l'œil, et justifient l'hypothèse qu'il existe encore d'autres actions chimiques de la lumière, peut-être plus essentielles pour la vision, mais dont la présence ne s'est pas encore laissé démontrer jusqu'à ce jour.

La contraction du segment interne des cônes peut faire partie du processus essentiel de l'acte visuel, ou l'accompagner comme phénomène accessoire. D'après le principe « lux non agit nisi absorpta », on a hésité à attribuer à la substance si transparente des cônes la propriété de transformer la lumière en une autre forme d'énergie; cette hésitation était d'autant plus justifiée que la fuscine, qui est placée toute proche, semble très appropriée à cette fonction, à cause de son grand pouvoir d'absorption pour la lumière. En outre, vu les rapports de la fuscine avec le rouge optique, il est également probable que la fuscine ne joue pas uniquement le même rôle que la matière colorante dont on se sert pour noircir la paroi interne du tube d'un microscope. Dans l'hypothèse que la lumière absorbée par la fuscine provoquerait le processus servant à la sensation lumineuse, on a cru rencontrer des difficultés dans le fait qu'une continuité protoplasmatique entre l'épithélium pigmentaire et les fibres optiques n'est ni démontrée, ni probable d'après le développement embryologique, comme aussi dans le fait que le diamètre de chaque cellule pigmentaire embrasse les diamètres de plusieurs cônes. D'après les données acquises sur la grandeur du plus petit angle visuel, la cellule pigmentaire ne saurait constituer le représentant

d'un élément visuel; car elle recouvre une surface rétinienne au-dedans de laquelle il est possible de percevoir isolément diverses impressions visuelles. En tout cas, il se pourrait, lorsque une petite partie d'une cellule épithéliale pigmentaire est atteinte par la lumière, que la partie à fuscine qui est impressionnée directement, et non toute la cellule, participât au phénomène; il se pourrait, par exemple, que la lumière absorbée par la fuscine établisse dans le protoplasme qui l'entoure immédiatement un processus chimique dont le produit constituerait un excitant pour les cônes en contact avec ce protoplasme. On ne peut donc rejeter absolument la possibilité de l'idée que la lumière, absorbée dans la fuscine, serve à l'acte visuel; mais on ne saurait oublier non plus que nos expériences sur la transparence des cônes ont été faites sur des couches très minces de la substance des cônes : cette substance absorbe sûrement de la lumière, quoique en faible quantité, et cette proportion minime de lumière absorbée pourrait être compensée par une grande sensibilité de la structure chimique.

D'après les opinions exposées jusqu'ici, les bâtonnets ne contribueraient point à produire les impressions visuelles; cependant nous n'avons aucune raison d'admettre que les cônes seuls seraient excitables par la lumière, et que seuls ils seraient reliés par les prolongements protoplasmatiques avec les fibres optiques. Mais il faut considérer que la rétine provoque aussi des réactions inconscientes dont la modification réflexe du diamètre pupillaire constitue une manifestation, et qu'à cet égard les bâtonnets pourraient intervenir.

La faculté plus ou moins grande de décomposer optiquement le monde extérieur dépend surtout du plus petit angle visuel et de la sensibilité différentielle à la lumière; pour autant que cette faculté, régie par les propriétés de la rétine, est indépendante du pouvoir d'accommodation, on l'appelle *acuité visuelle*. On désigne comme acuité visuelle normale la propriété de distinguer sur un fond blanc une certaine forme de lettres imprimées en noir ou quelque autre assemblage de traits verticaux et horizontaux également noirs, lorsque leur longueur apparaît sous un angle visuel de cinq minutes. Quand on compare deux yeux au point de vue de leur acuité visuelle, on doit prendre soin que, dans les deux yeux, il puisse se former des images également bonnes du signe visuel; dans le cas où, à la distance choisie pour le signe visuel, l'accommodation ne serait pas capable de déterminer ce résultat, il faudrait intervenir par des lunettes appropriées. Du reste, l'unité choisie par convention pour l'acuité visuelle est plus petite que celle d'un grand nombre d'yeux normaux.

Des explications données ci-dessus concernant la sensibilité différentielle et

le plus petit angle visuel, il ressort que l'acuité visuelle est à son maximum au centre de la rétine, que de là elle diminue rapidement vers la périphérie, qu'elle dépend à un haut degré de l'intensité de l'éclairage et de l'adaptation de l'œil pour cet éclairage.

Jusqu'ici nous avons considéré exclusivement les impressions visuelles que peut nous fournir l'œil supposé unique et fixe ; mais nous regardons d'ordinaire avec les deux yeux, et les deux yeux peuvent en outre exécuter des mouvements multiples dans l'orbite et avec l'orbite. — Arrêtons-nous d'abord aux mouvements qui servent à la vision avec un seul œil.

Ce qui nous frappe le plus, c'est le phénomène de la force irrésistible avec laquelle nous dirigeons l'œil de telle manière que les points du monde extérieur qui nous intéressent le plus à un moment donné tombent dans la région de la vision la plus distincte. Cette force est tellement puissante qu'il faut une énergique volonté et beaucoup d'exercice pour pouvoir instituer de bonnes observations sur la vision avec les parties périphériques de la rétine, c'est-à-dire sur la vision nommée indirecte. Généralement la vision indirecte ne sert qu'à nous orienter grossièrement dans l'espace et à attirer notre attention sur des phénomènes qui pourraient nous intéresser plus que la partie du monde extérieur fixée en ce moment. Comme les corps en mouvement réclament au plus vite notre attention et demandent de nous une action rapide conforme à une reconnaissance optique exacte, il s'ensuit que la grande impressionnabilité de la périphérie de la rétine pour les mouvements apparaît comme très utile.

Le champ de la vision distincte d'un œil immobile est très restreint ; on peut s'en convaincre quand on place devant soi un livre à la distance habituelle pour la lecture, qu'on le recouvre d'une feuille de papier blanc et qu'on retire cette feuille pendant un temps très court pour la glisser de nouveau sur le livre. Le nombre des lettres reconnues pendant ce temps, justement suffisant pour une seule fixation, est relativement très restreint. Si on augmente ce temps, le nombre des lettres reconnues s'accroît ; mais un examen attentif de soi-même démontre déjà qu'on a mis l'œil en mouvement. Lors de la lecture ordinaire nous laissons le point de fixation glisser continuellement, par un mouvement des yeux, le long des lignes. Quand on cherche à taxer l'étendue de signes optiques, par exemple de lignes droites, qui sont présentés successivement à un œil à une distance identique, on s'appuie en partie sur la différence du nombre des éléments visuels recouverts dans l'œil en repos par l'image de chaque signe optique, et en partie sur l'étendue du mouvement nécessaire pour que le point de fixation passe d'une extrémité de chaque ligne à l'autre. Il semble que la finesse des

mouvements tactiles de l'œil puisse être développée à un très haut degré : certains individus intelligents parmi les peuplades sauvages ont reconnu des signes optiques sous un angle optique dont la base sur la rétine est notablement plus petite que le diamètre moyen d'un cône dans la fovea centralis. Ou bien ces individus possédaient en réalité des cônes plus minces que ceux des yeux examinés jusqu'ici anatomiquement, et dans ce cas ils auraient dû pouvoir résoudre des systèmes de points sous un angle visuel proportionnellement plus petit, ce qui n'a pu être examiné, ou bien il existe chez tout le monde, à un endroit privilégié et encore inconnu de la fovea centralis, des cônes plus minces, dont un exercice tout particulier utiliserait seul les avantages.

Tout d'abord notre attention est fixée ensuite par le fait suivant : lors de la vision avec les deux yeux nous voyons chaque objet simple et non double. Pendant la vision binoculaire les images doubles se présentent dès que les muscles de l'œil se paralysent séparément : si nous évitons la perception double des images doubles, c'est grâce à la juste activité des muscles de l'œil. Nous pouvons nous procurer facilement des images doubles binoculaires, même dans le cas où les muscles de l'œil sont normaux : tenons par exemple une aiguille dans le plan médian et un peu en dehors de notre punctum proximum, puis une seconde aiguille à quelques centimètres derrière la première ; si nous fixons alors alternativement l'attention sur l'aiguille la plus rapprochée et sur la plus éloignée, nous pouvons faire apparaitre en double l'autre aiguille. Observons les yeux d'un individu qui fait cette expérience et nous constaterons que, dans le cas où il nous dit qu'il voit simple l'aiguille la plus rapprochée et double l'aiguille la plus éloignée, les pôles de ses cornées sont plus rapprochés du plan médian que dans le cas contraire. Le point qui fixe notre attention est toujours amené, par un mouvement approprié du globe oculaire, dans l'axe optique. Par conséquent lors de la vision binoculaire il faut que les axes optiques se coupent dans le point même qui est regardé attentivement ; dans le cas où ce point est plus rapproché, les axes optiques de chacun des deux yeux doivent former un angle plus grand, c'est-à-dire ils doivent converger davantage ; par conséquent les pôles cornéens sont alors plus rapprochés du plan médian.

De ce qui précède nous pouvons conclure que chaque point du monde extérieur dont l'image se forme simultanément sur les deux centres rétiniens est vu simple ; les points correspondants de chaque rétine, qui partagent cette même propriété avec les centres rétiniens, s'appellent *points identiques*. Les points identiques de chacune des rétines sont groupés d'ordinaire d'une manière symétrique autour du centre rétinien.

Si nous regardons avec les deux yeux un objet à trois dimensions, par exemple le doigt, à la distance visuelle distincte, les points de chaque image ne tombent pas en général exactement sur des endroits identiques de la rétine ; malgré cela l'objet nous paraît simple : c'est que le jugement a été influencé par diverses circonstances accessoires, telles que la continuité de la coloration, les ombres, etc. Le résultat de ce processus psycho-physique compliqué consiste dans l'impression de la matérialité, c'est-à-dire de l'étendue de l'objet suivant trois directions dans l'espace ; cette impression est efficacement secondée par la répartition de la lumière et des ombres sur l'objet par rapport à la direction de la lumière incidente, répartition sur laquelle d'ailleurs la vision monoculaire permettrait déjà de porter un jugement. A ce point de vue les corps qui s'étendent principalement dans la direction verticale, en même temps qu'ils sont éclairés suivant la direction horizontale, sont privilégiés dans la vision binoculaire ; car dans un œil ils projettent une plus grande partie de leurs ombres, dans l'autre une plus grande partie de leurs lumières. Ces différences augmentent à mesure que l'objet se rapproche ; elles diminuent dans le cas contraire ; c'est ce qui contribue beaucoup à nous faire juger plus facilement de la distance d'un objet par la vision binoculaire que par la vision monoculaire. Nous sommes encore aidés puissamment à porter ce jugement par le fait que nous amenons les axes optiques dans une plus forte convergence lors de la fixation d'un objet rapproché, et que nous devons accommoder davantage pour voir distinctement l'objet proche. La perception immédiate de l'effort de convergence et d'accommodation qui sont nécessaires, influence notablement le jugement que nous portons sur la distance. A de grandes distances où les facteurs signalés jusqu'ici perdent en importance, nous sommes guidés par la diminution en clarté et en coloration que subissent les objets à raison de l'épaisseur différente des couches d'air interposées.

Quand nous regardons une longue série d'objets identiques dont nous savons d'avance qu'ils sont tous de même grandeur, si nous constatons que quelques uns d'entre eux se présentent sous un angle visuel plus petit, cette raison nous suffit pour admettre qu'ils sont les plus éloignés ; mais, dans la plupart des cas, ce n'est pas la grandeur de l'angle visuel qui sert de base à notre jugement sur la distance de l'objet ; au contraire, nous sommes réduits à nous former d'abord un jugement sur la distance avec les ressources indiquées ci-dessus, et c'est ce jugement qui nous met en état de conclure, d'après la grandeur de l'angle visuel, à la grandeur de l'objet lui-même.

En se basant sur les rapports anatomiques et se plaçant au point de

vue purement mécanique, on est tenté d'attribuer une très grande variété aux mouvements que chaque globe oculaire pourrait exécuter, comme aussi aux mouvements simultanés des deux globes oculaires; en effet, l'œil qui constitue un globe à peu près sphérique, se trouve logé dans le coussin graisseux mou du spacieux orbite; les points d'insertion mobiles de ses muscles sont situés, pour les muscles droits sur l'hémisphère antérieur, pour ses muscles obliques sur l'hémisphère postérieur; les insertions fixes se font, en partie sur la paroi postérieure de l'orbite, en partie sur la paroi antérieure et latérale. On croirait donc que le globe oculaire pourrait aussi bien glisser en sa totalité, en arrière et en avant, à droite et à gauche, que tourner autour d'un grand nombre d'axes de rotation diversement orientés, et que chacun de ces mouvements d'un globe oculaire pourrait s'accomplir indépendamment de ceux de l'autre. Mais, en vertu des dispositifs de coordination établis dans les centres nerveux, l'excitation des muscles qui interviennent dans les mouvements oculaires se fait toujours suivant des rapports d'intensité auxquels la volonté ne peut rien changer; aussi le nombre des mouvements oculaires réellement exécutés, soit isolés, soit combinés, est de beaucoup inférieur à celui des mouvements mécaniquement possibles.

Lorsque les centres moteurs des yeux se trouvent dans un état anormal, les phénomènes les plus remarquables qui surviennent sont des positions et des mouvements oculaires; ceux-ci indiquent déjà combien le nombre des mouvements mécaniquement possibles dépasse celui des mouvements normalement exécutés : non seulement il y a rupture d'harmonie entre les deux yeux, mais il survient des secousses musculaires dans chaque œil, avec des caractères objectifs qu'on ne rencontre jamais dans les conditions normales; en même temps l'iris exécute un mouvement en rayon de roue.

L'expérience apprend que nous pouvons dans cette étude laisser de côté tous les déplacements du globe oculaire en totalité; il ne reste donc à considérer que les mouvements de rotation s'effectuant autour d'un centre qui est fixe dans le globe oculaire et dans l'orbite. Ce centre de rotation est situé à peu près au centre du globe oculaire lui-même et par lui passent tous les axes de rotation autour desquels le globe oculaire tourne lors de ses mouvements. La direction de l'axe de rotation change fréquemment au cours des mouvements; mais si l'on veut se borner à décrire les positions oculaires qui se présentent en réalité, on fera abstraction des axes de rotation utilisés dans chaque cas particulier, et on se représentera chaque position comme dérivée d'une position initiale déterminée, grâce à une rotation successive autour de trois axes de rotation per-

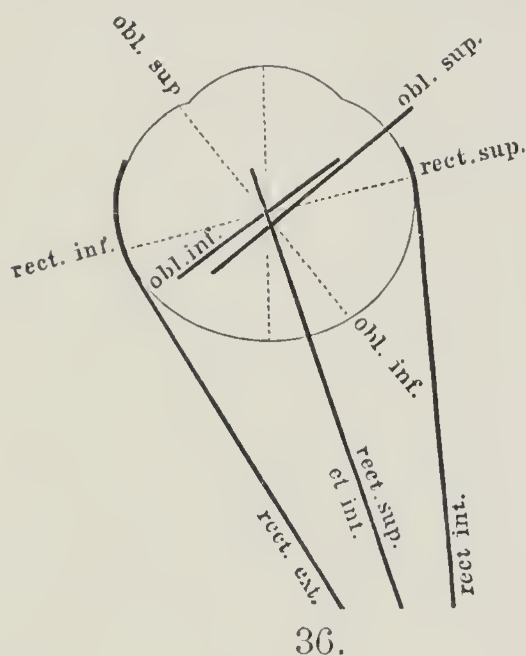
pendiculaires les uns aux autres. L'axe optique de chaque globe oculaire a été choisi avec raison comme un de ces trois axes de rotation fictifs; la tête étant dans une position verticale, on se représente les deux axes oculaires comme parallèles l'un à l'autre et se dirigeant en avant en ligne droite. La seconde paire des axes de rotation fictifs est considérée comme verticale, et la troisième comme transversale, la tête ayant la position, et les yeux la direction que nous venons de signaler. Les directions des axes optiques des yeux s'appellent *lignes visuelles*, et le plan qui renferme les axes de rotation transversaux communs aux deux yeux, ainsi que les lignes visuelles, se nomme *plan visuel*. Si les yeux se meuvent autour de l'axe transversal, le plan visuel est élevé ou abaissé, tandis que, par la rotation autour des axes verticaux, les lignes visuelles tournent à droite ou à gauche dans le plan visuel. Quels que soient les élévations et les abaissements des lignes visuelles, celles-ci restent toujours dans le plan visuel, c'est-à-dire, qu'on peut élever ou abaisser la ligne visuelle d'un œil pour autant que l'autre œil exécute simultanément le même mouvement. Au-dedans du plan visuel horizontal, élevé ou abaissé, les lignes visuelles peuvent être parallèles ou convergentes à des degrés divers; le point de convergence peut être situé dans le plan méridien, à droite ou à gauche de ce plan.

Pour définir tous les mouvements oculaires il faut encore prendre en considération les mouvements exécutés autour de l'axe signalé d'abord, axe perpendiculaire sur les deux précédents et situé dans la ligne visuelle elle-même; les mouvements qu'exécute le globe oculaire autour de lui constituent la *rotation de l'œil*. Par cette rotation une ligne horizontale qui, dans la position initiale de l'œil, diviserait la cornée en deux moitiés égales, s'élèverait du côté temporal et s'abaisserait du côté nasal ou inversement. Chaque direction de la ligne visuelle pourrait se combiner avec divers degrés de rotation du globe oculaire; mais, en fait, cela n'existe pas. En effet, chaque direction de la ligne visuelle se combine toujours, comme l'expérience l'apprend, avec une rotation déterminée du globe oculaire. Pour chaque œil il existe deux plans perpendiculaires l'un à l'autre, au-dedans desquels la ligne visuelle peut se mouvoir sans que le globe oculaire présente de rotation. La position du globe oculaire où la ligne visuelle coïncide avec la ligne d'intersection de ces deux plans s'appelle position primaire de l'œil; elle correspond à peu près avec la position initiale dont nous sommes partis pour décrire les mouvements oculaires. Chez chaque homme il y a une certaine position droite de la tête, que l'expérience doit déterminer, pour laquelle les lignes

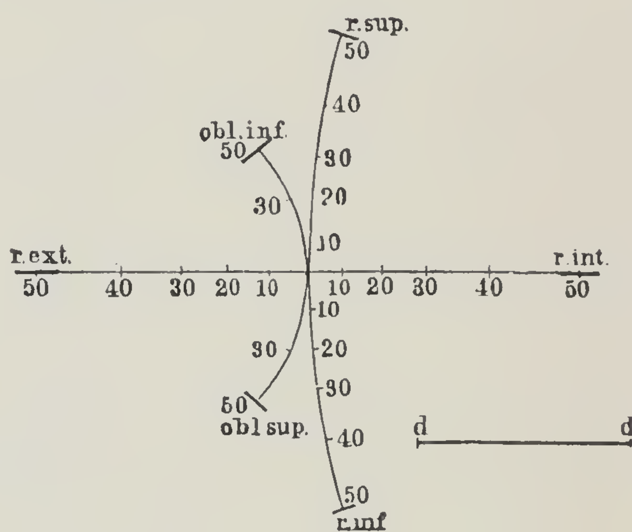
visuelles dirigées en avant, horizontalement, parallèlement et en ligne droite, sont dans la position primaire ; cette position primaire existe quand l'élévation et l'abaissement de la ligne visuelle dans le plan vertical qui renferme la direction visuelle primaire, et les mouvements latéraux dans le plan horizontal qui renferme également la ligne visuelle primaire, ne s'accompagnent d'aucune rotation du globe. La ligne visuelle primaire se meut donc sans rotation de la position primaire le long d'une croix à branches verticale et horizontale ; au contraire, une rotation dans un sens déterminé et d'une grandeur déterminée correspond à chaque point de direction situé dans les cadrans établis sur cette croix. La régularité qui régit le sens de cette rotation se laisse facilement exprimer quand on désigne par H l'angle d'élévation, par L l'angle de mouvement latéral, et par R l'angle de rotation ; admettons que H est positif lorsque le plan visuel s'élève, et que l'angle de mouvement latéral L est positif quand la ligne visuelle se meut de sa position primaire vers la gauche. Une valeur positive pour R indiquerait que la ligne bissectrice de la cornée, qui est horizontale dans la position primaire, incline vers la droite. Si l'on rapporte, ainsi que nous l'avons fait, les angles H, L et R à la position primaire, il en résulte comme loi que R a le même signe que le produit de H et de L, et que R est égal à zéro quand le produit de H et L est lui-même égal à zéro. Appelons horizon rétinien la ligne bissectrice du plan visuel, en position primaire, avec la rétine ; on peut dire que l'horizon rétinien reste horizontal pour tous les mouvements qu'exécute la ligne visuelle le long de la croix ci-dessus définie. Sa partie droite incline sous le plan visuel si la ligne visuelle se dirige sur un point situé dans le cadran supérieur gauche ou dans le cadran inférieur droit ; elle incline au-dessus du plan visuel si la ligne visuelle se dirige sur un point situé dans le cadran supérieur droit ou dans le cadran inférieur gauche. Une autre loi, exacte à un degré suffisant pour des mouvements oculaires modérés, est la suivante : l'orientation de l'horizon rétinien, pour n'importe quelle direction visuelle, s'effectue comme si le globe oculaire était amené de sa position première à cette nouvelle position par la rotation autour d'un axe qu'on détermine, en menant un plan par la ligne visuelle de la position primaire et par celle de la position finale, et en élevant dans le plan équatorial de l'œil un plan vertical au premier. Il s'ensuit que, pour chaque direction visuelle, non seulement le sens de la rotation de l'horizon rétinien, mais encore le degré de cette rotation, est soumis à des lois absolues.

Le regard peut se transporter de n'importe quelle direction initiale à une autre direction quelconque sans passer par la position primaire de l'œil ; par

conséquent, la direction réelle de l'axe de rotation s'écarte en général de la direction qui a servi de base à notre raisonnement; on peut même ajouter que la direction de l'axe de rotation se modifie généralement au cours de la modification de la direction visuelle : seul le centre de rotation reste constant. Vu cette liberté dans les changements de la direction visuelle il est de grande importance qu'à chaque direction visuelle, n'importe par quelle voie elle ait été atteinte, corresponde toujours une seule et même orientation déterminée de l'horizon rétinien. Sans cette corrélation il n'existerait pas de rapport fixe entre les divers points de la rétine et une ligne fixe (soit horizontale) d'orientation dans le monde extérieur; sans une telle relation on ne pourrait se représenter une exploration méthodique de l'espace.



36.



37.

L'appareil moteur, conférant à l'œil les positions qui se réalisent d'après les lois précédentes, est composé de six muscles; les directions de leur traction sont représentées schématiquement dans la figure 36. Les lignes ponctuées, avec les indications correspondantes, indiquent les axes autour desquels les muscles agissant seuls feraient pivoter l'œil; toutefois les axes du droit externe et du droit interne ne pouvaient être indiqués, puisqu'ils se trouvent au centre et sont perpendiculaires au plan du dessin. On voit que les muscles sont à peu près des antagonistes complets deux à deux, par couples, soit le droit externe et le droit interne, le droit supérieur et le droit inférieur, le grand oblique et le petit oblique.

La figure 37 nous donne une idée du chemin que parcourrait le point visuel sur un plan perpendiculaire à la position primaire de la direction visuelle, dans le cas où chacun des six muscles pourrait se contracter isolément; on doit se

représenter le point de rotation comme vertical sur le point central de la figure, à la distance indiquée par la ligne dd qui accompagne le dessin. Les traits plus larges qui terminent ces lignes indiquent la ligne d'image qui tomberait sur l'horizon de la rétine dans la position correspondante de l'œil. Les nombres inscrits le long des lignes indiquent en degrés l'angle de rotation, exécuté par l'œil sous l'influence du muscle en question, au moment où le point visuel atteint le niveau indiqué par tel ou tel nombre.

De cette dernière figure il résulte directement que, ni le petit oblique, ni le droit supérieur ne sont isolément capables d'élever la direction visuelle au-dessus de la position primaire sans imprimer une rotation à l'horizon de la rétine, mais que ce but peut être atteint par la synergie correspondante des deux muscles. De fait, le petit oblique et le droit supérieur sont toujours innervés simultanément, et ensemble ils forment le groupe des élévateurs du regard, tandis que le grand oblique et le droit inférieur forment le groupe qui abaisse le regard. Des deux côtés, les muscles qui élèvent et qui abaissent le regard sont toujours innervés au même degré. Si les deux droits internes agissent synergiquement, ils augmentent la convergence des directions visuelles, tandis que les deux droits externes la diminuent. Les deux premiers rapprochent le point visuel binoculaire, les deux derniers l'éloignent. Si le droit externe gauche et le droit interne droit agissent de concert, ils détournent à gauche le regard binoculaire; le droit externe droit et le droit interne gauche déterminent un mouvement à droite.

Nous possédons des indices manifestes en faveur de l'existence, dans la base du cerveau, de groupes séparés de cellules ganglionnaires motrices qui constituent la représentation centrale des muscles agissant ensemble au point de vue d'un but spécial à remplir; ainsi, un centre déterminé transmettrait l'excitation ayant pour effet d'élever le regard, un autre centre interviendrait s'il agit de rapprocher le point visuel, et ainsi de suite. Si le point visuel doit se transporter d'une certaine direction et d'une certaine distance à une autre, ces centres interviennent dans des proportions correspondantes d'intensité.

Si l'un des droits externes, par exemple celui de l'œil droit, est affecté d'une paralysie ordinaire, cet œil n'est plus en état, ni de diriger le regard à droite, ni d'éloigner le point visuel; pendant ce temps là tous les autres muscles de l'œil se comportent d'une manière normale, y compris même le muscle droit interne; il s'agit dans ces cas d'une affection du nerf ou du muscle droit externe, c'est-à-dire, d'une paralysie d'origine périphérique. Mais il se présente des cas où l'on ne constate, à première vue, que la paralysie d'un

des droits externes, par exemple de celui de l'œil droit, et dans lesquels un examen plus attentif démontre que l'œil gauche présente aussi des troubles de mouvement; l'œil gauche, dans ces cas, fonctionne normalement quand il s'agit de rapprocher le point visuel, mais il ne peut faire croiser sa ligne visuelle avec le plan médian comme il le faudrait pour regarder un objet situé à droite. Ainsi le droit interne gauche fonctionne lorsqu'il s'agit d'atteindre un but, de concert avec le droit interne de l'autre côté; mais il devient insuffisant dès qu'il s'agit d'un but à atteindre par une action synergique avec le droit externe paralysé de l'autre côté. Comme on l'a démontré, il s'agit dans ces cas d'une lésion centrale du noyau dit abducteur (du côté droit), le noyau de l'oculo-moteur demeurant intact.

Certaines expériences physiologiques corroborent également l'opinion qui attribue aux muscles de l'œil un groupement central en vue des synergies adaptées à divers buts. Parmi ces expériences citons le simple exemple qui suit : si l'on rapproche un signe visuel, fixé par les deux yeux et placé d'abord à une distance où la fixation se fait sous des axes optiques sensiblement parallèles, non pas dans la ligne médiane, mais dans l'axe optique d'un des deux yeux, par exemple de l'œil droit, celui-ci ne peut changer sa position pour conserver la fixation binoculaire; on croirait donc qu'aucun de ses muscles n'entre en activité; mais si l'on examine attentivement un tel œil, on constate qu'il présente de légères secousses, et par l'auscultation on y a constaté des bruits musculaires. Il faut donc admettre que son droit interne fut innervé synergiquement avec le droit interne gauche en vue de rapprocher le point visuel, et que son droit externe intervint synergiquement avec le droit interne gauche, mais d'une manière antagoniste au droit interne droit, dans le but de conserver la direction de la fixation. Cette explication est d'autant plus probable qu'un effort d'accommodation doit accompagner le rapprochement de l'objet, et que, de fait, on a constaté qu'il survient un rétrécissement de la pupille. De même que la contraction du sphincter pupillaire et du tenseur de la choroïde survient irrésistiblement pour toute convergence de la direction visuelle, de même aussi il se fait, en sens inverse, que le rétrécissement pupillaire et la contraction du tenseur choroïdien, se faisant en vue de l'accommodation pour la vision rapprochée, exigent aussi la synergie des muscles qui rapprochent le point visuel, c'est-à-dire des deux muscles droits internes.

Audition.

Les perceptions auditives offrent ceci de commun qu'elles correspondent à des oscillations de la matière (généralement de l'air) qui entoure la personne qui entend. Chaque état déterminé de vibration ou d'oscillation du milieu ambiant provoque une perception auditive, déterminée et constante, absolument distincte de toute autre perception auditive et toujours reconnaissable par sa nature propre. Chacune des perceptions appartenant au cercle qualitatif des perceptions auditives est distincte, tant au point de vue de la qualité que de la quantité ou intensité. Qualitativement on divise les perceptions auditives en deux groupes qui comprennent les *sons* et les *bruits*. Le critérium subjectif entre ces deux groupes consiste en ce que les sons nous procurent un plaisir esthétique et possèdent une valeur musicale qui manque aux bruits.

Nous distinguons d'abord dans un son l'intensité et la hauteur. On sait qu'il est facile de démontrer que la force d'un son augmente avec l'amplitude des oscillations aériennes qui frappent notre oreille, et que la hauteur s'accroît avec la fréquence de ces oscillations. Cependant deux sons de même intensité et de même hauteur se distinguent encore généralement par un troisième caractère qui dépend de la nature de la source sonore. Un son ayant, par exemple, la hauteur du *do* de la quatrième octave et qui correspond donc à 512 vibrations par seconde, nous paraît distinct, suivant qu'il est produit par un diapason ou par un violon : le son du diapason se distingue par son *timbre* du son d'un violon. Deux vibrations dont la fréquence et l'amplitude sont identiques peuvent encore différer par la manière dont leurs élongations se répartissent dans le temps, ou, ce qui revient au même, par les variations de vitesse pendant la période d'oscillation ; c'est la différence de la forme oscillatoire.

Pour bien saisir la notion de la forme oscillatoire on peut prendre comme point de départ la courbe qu'un point du pendule en oscillation inscrit, à l'aide d'un petit pinceau, sur une plaque en verre noirci qui se meut parallèlement au plan d'oscillation dans la direction verticale. Si la plaque exécute le même mouvement pendant que le pendule est arrêté, on obtient pour cette courbe une abscisse qui la divise en deux moitiés symétriques. On reconnaît aussitôt que les points d'intersection de la courbe par l'abscisse correspondent au moment du passage du pendule par la position de repos, et que les sommets de la courbe représentent les moments où la direction du mouvement du pendule se renverse. Si le mouvement de la plaque a été exécuté avec une

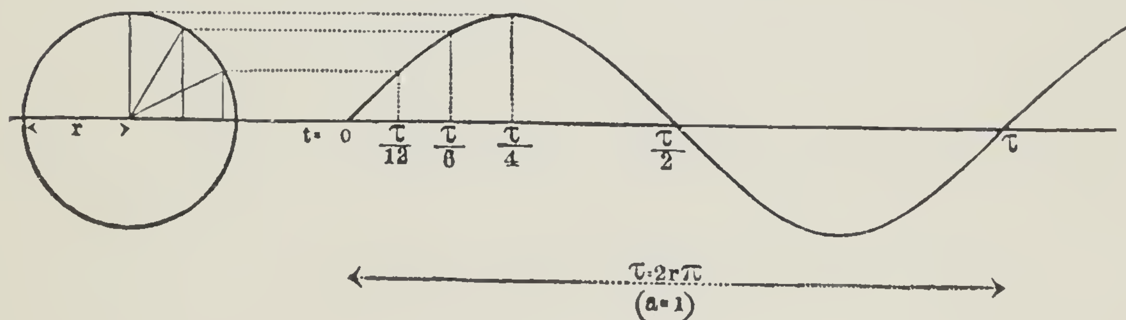
vitesse constante, l'angle formé par la tangente, menée à un point quelconque de la courbe, avec l'abscisse constitue une mesure de la vitesse que possédait le pendule au moment qui correspond au point de la courbe. Cet angle est le plus grand au point d'intersection de la courbe et de l'abscisse : en effet, la vitesse du pendule possède son maximum lors de son passage par la position de repos; cet angle est le plus petit, et même égal à zéro, sur les sommets de la courbe, puisque la vitesse du pendule doit être égale à zéro au moment où son mouvement se renverse d'une direction dans l'autre. La répartition de cette inclinaison sur la ligne de l'abscisse est caractéristique et correspond à la forme de la courbe.

Les mouvements d'un pendule oscillant avec une intensité moyenne sont les mouvements oscillatoires les plus simples qu'on puisse imaginer. Pour qu'un point ayant une certaine masse exécute des mouvements d'oscillation, il est nécessaire que son déplacement de la position initiale suscite une force qui tende à le ramener à la position initiale; le cas le plus élémentaire que l'on puisse concevoir est celui où l'intensité de la force naissante serait arithmétiquement proportionnelle à l'élongation. C'est le cas pour le pendule aussi longtemps que son angle d'élongation reste assez petit pour qu'on puisse, sans erreur notable, remplacer son arc par son sinus.

On peut déduire facilement une formule mathématique de la forme d'oscillation pour toutes les oscillations ayant même nature que celle du pendule; toutefois, pour que cette formule soit simple, il faut se servir des expressions fondamentales du calcul infinitésimal. L'équation différentielle du mouvement du pendule s'écrit $\frac{d^2x}{dt^2} = - cx$, où l'élongation (x) est considérée comme fonction du temps (t). La partie gauche de cette équation s'appelle second coefficient différentiel de x par rapport à t. Le premier quotient différentiel $\frac{dx}{dt}$, c'est-à-dire le rapport du chemin parcouru (dx) pendant une petite durée de temps (dt) à celui du temps, indique la vitesse. Si on considère la vitesse elle-même comme fonction du temps, la proportion de la modification de vitesse survenue pendant une petite partie du temps par rapport à ce temps, mesure l'accélération. Le terme $\frac{d^2x}{dt^2}$ est une forme abrégée pour le terme $\frac{d\left(\frac{dx}{dt}\right)}{dt}$, celui-ci constituant, comme nous le savons déjà, la mesure de l'accélération. Ce qu'on considère comme cause d'une modification de vitesse ou d'accélération, survenue de fait, constitue, d'une manière générale, ce qu'on appelle en mécanique une force. Par conséquent, l'équation $\frac{d^2x}{dt^2} = - cx$ ne dit rien d'autre que

ceci : pour le mouvement d'un point matériel en oscillation, il suffit d'une force qui possède une direction opposée à celle du chemin parcouru par le point depuis sa position initiale ; l'intensité de cette force est proportionnelle à l'étendue du chemin parcouru.

Résoudre l'équation différentielle du mouvement du pendule $\frac{d^2x}{dt^2} = - cx$ consiste à trouver une fonction de t qui, mise à la place de x, satisfasse l'équation ; c'est ce que fait la fonction $x = a \sin \left(2\pi \frac{t}{\tau}\right)$, en effet $\frac{dx}{dt} = a \cos \left(2\pi \frac{t}{\tau}\right)$ et $\frac{d^2x}{d^2t} = - a \sin \left(2\pi \frac{t}{\tau}\right)$. La courbe qu'on obtient, lorsque dans l'équation $x = a \sin \left(2\pi \frac{t}{\tau}\right)$ on introduit des valeurs successives pour les abscisses allant de $t = 0$ jusque $t = \tau$, et pour les ordonnées des valeurs de x qui résultent de l'équation, s'appelle une courbe sinusoïde ; en effet, l'ordonnée est, par rapport à l'abscisse, comme le sinus est à l'arc. Si l'on rapporte la courbe sinusoïde au mouvement d'un pendule, le point du temps où $t = 0$ correspond au passage du pendule par la position du repos ; le point du temps où $t = \frac{\tau}{2}$ correspond au passage suivant dans une direction opposée, et enfin dans le moment du temps où $t = \tau$ un mouvement de va et vient se trouve achevé. La durée du temps τ correspond donc, dans le sens de l'acoustique allemande, à la durée d'une oscillation simple, et à celle d'une oscillation double dans le sens



38.

français. Pour le pendule à seconde $\tau = 1''$. Lors de la construction de la courbe sinusoïde la valeur de la longueur de l'abscisse de τ est choisie à volonté. Afin d'obtenir chacune des valeurs des ordonnées on construit un cercle dont la circonférence $2\pi r = \tau$. Si l'on prend comme unité de longueur la longueur de rayon ainsi définie, on obtient les longueurs des ordonnées en multipliant par le facteur a les longueurs des sinus qui correspondent à chacun des arcs du cercle ; le facteur a a été défini comme une constante indépendante de t, et on voit ainsi

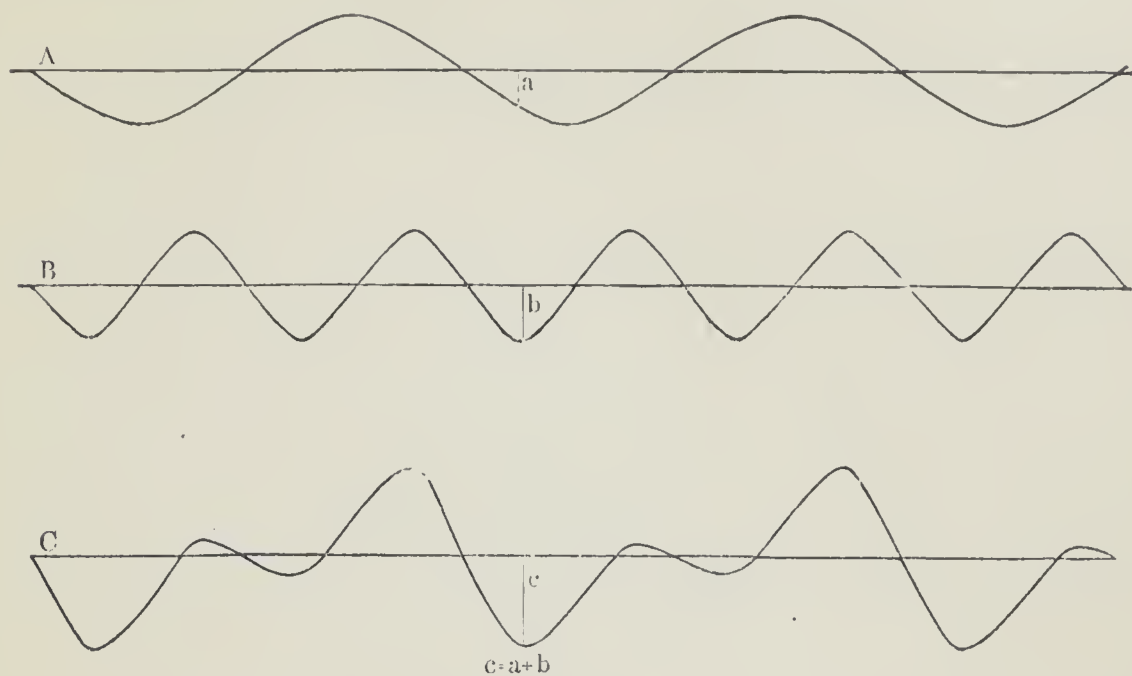
qu'il détermine l'étendue de l'amplitude. L'ordonnée x prend la valeur maximale $\pm$ a pour toutes les valeurs de l'arc dans lesquelles le sinus devient égal à ± 1. Tel est le cas pour $t = \frac{\tau}{4}, \frac{3\tau}{4}$, etc., c'est-à-dire, après le quart d'une oscillation, après les trois-quarts, et ainsi de suite. Si l'on construit, d'après ces principes, les courbes sinusoïdes, on constate qu'elles sont identiques par la forme avec la courbe décrite par le pendule en oscillation.

La force qui dans le pendule repousse le point matériel en mouvement vers sa position de repos est une résultante de la pesanteur; pour les corps qui émettent des sons c'est l'élasticité; chez eux aussi l'intensité de la force élastique est simplement proportionnelle à la longueur de l'élongation. Ainsi on peut inscrire sur une surface en mouvement les oscillations d'une branche de diapason en vibration, et on obtient une courbe d'oscillation dont la forme est celle d'une courbe sinusoïde. On est donc autorisé à dire que les branches d'un diapason, ainsi que les particules aériennes de l'espace où vibre un diapason, exécutent des vibrations sinusoïdes, à la manière d'un pendule, et cette donnée définit physiquement le timbre du diapason. Les sons, correspondant à cette forme de vibration qui est la plus simple, s'appellent *tons;* à part l'intensité, ceux-ci ne se distinguent plus que par la fréquence des vibrations. Le diapason, qui donne le ton *do* exécute 128 vibrations à la seconde, et l'on dit que le nombre de ses vibrations n est égal à 128; la durée de la vibration devient la valeur réciproque, c'est-à-dire que $\tau = {}^1/_{128}$.

Si l'on inscrit les mouvements d'un point d'une corde qu'on vient de pincer, on n'obtient généralement pas une courbe sinusoïde, mais plutôt une ligne dont les points de passage par l'abscisse (la surface enregistrante ayant une vitesse constante) sont encore équidistants, mais dont les inclinaisons avec l'abscisse, comprises entre deux de ces points de passage équidistants, ne sont pas aussi régulières que dans la courbe sinusoïde. Toutefois la même distribution des inclinaisons se répète de la même manière de période à période; il s'agit donc ici de vibrations périodiquement régulières; on les appelle (pour une raison que l'on comprendra à l'instant), par opposition à l'oscillation sinusoïde simple du pendule, oscillations composées.

Abordons maintenant la question de savoir quelle est la courbe d'oscillation qui représentera les mouvements d'une particule d'air prise dans l'espace où vibrent simultanément avec une intensité égale, un diapason *do* de 128 vibrations à la seconde et un diapason *do*^{1} à 2 fois 128 vibrations; admettons que la courbe sinusoïde A (fig. 39) représente le mouvement déterminé dans l'air par la vibration isolée de *do* inférieur et que la courbe sinusoïde B offre la

même signification par rapport à l'autre diapason. Considérons un point déterminé du temps $t = \tau'$; en ce moment une particule déterminée de l'air



39.

serait éloignée de sa position d'équilibre, par l'impulsion reçue de *do*, à une distance proportionnelle à l'ordonnée a ; si l'autre diapason vibre simultanément (en admettant qu'il ait commencé à vibrer juste au même moment), cette même particule d'air reçoit au même moment une impulsion qui lui est communiquée par do^1 et qui, dans le cas où elle eût agi seule, eût communiqué une élongation proportionnelle à l'ordonnée b : l'élongation effectivement atteinte sera donc proportionnelle à la somme de a et de b. En tenant compte des signes, la même considération s'applique à tous les moments du temps, et on arrive ainsi à construire la courbe C. D'une manière analogue on peut représenter, en superposant un nombre quelconque de courbes sinusoïdes simples à fréquence diverse et à amplitude quelconque, des formes d'oscillation très diverses. La variété des formes de courbes obtenues de cette sorte s'accroît encore dans une très large mesure si on abandonne la restriction posée ci-dessus, à savoir que le point initial des courbes superposées correspond au moment où ces courbes passent par la position d'équilibre dans la même direction, si l'on superpose les courbes qui présentent « des déplacements de phases ».

La grande variété des courbes qu'on obtient de la sorte fait que la loi suivante, démontrée avec une rigueur mathématique, étonnera peu : chaque

courbe d'oscillation, quelle que soit la forme périodique sous laquelle elle revient d'une manière régulière, peut être représentée comme composée par la superposition d'un nombre déterminé d'oscillations sinusoïdes dont les nombres d'oscillation présentent entre eux des rapports marqués par des nombres entiers. L'analyse mathématique fournit également des méthodes à l'aide desquelles on peut calculer, pour chaque oscillation régulièrement périodique, les composants simples correspondants, leur nombre de vibrations et leur amplitude. Il s'ensuit qu'on peut communiquer à l'air chaque forme d'une oscillation régulièrement périodique, en faisant vibrer des diapasons d'une hauteur appropriée dans des rapports d'intensité appropriés.

A ce point de vue un cas spécial a été étudié d'une manière tout à fait particulière. Si l'on frappe avec le marteau une corde de piano accordée pour la note *do*, c'est-à-dire qui exécute 128 oscillations par seconde, au niveau de la septième partie de sa longueur, de telle manière que le marteau reste en contact avec la corde pendant environ $^1/_{630}$ de seconde, on obtient un son d'une hauteur et d'un timbre déterminés; et cependant on peut démontrer mathématiquement, et prouver expérimentalement, que la forme d'oscillation relativement compliquée que présentent les particules de la corde, et qu'elles communiquent ensuite aux particules d'air, peut également être communiquée à ces dernières de la manière suivante : qu'on se représente six causes agissant de concert dont chacune détermine des oscillations pendulaires simples, par exemple des diapasons dont

le 1r	1 × 128	à la 1″	avec l'amplitude	1,00	(ton fondamental)
» 2e	2 × 128	»	»	2,49	(1r ton supérieur)
» 3e	3 × 128	»	»	2,42	(2e »)
» 4e	4 × 128	»	»	1,19	(3e »)
» 5e	5 × 128	»	»	0,26	(4e »)
» 6e	6 × 128	»	»	0,01	(5e »)

Le son total déterminé en frappant la corde renferme donc, comme éléments composants, six tons partiels dont le plus bas est le ton fondamental, et dont les autres sont des tons supérieurs d'ordre différent; les tons supérieurs sont harmoniques avec le ton fondamental, c'est-à-dire que le nombre d'oscillations de chacun d'eux, divisé par un nombre entier (le numéro d'ordre), donne le nombre d'oscillations du ton fondamental. La donnée ci-dessus définit complètement les composants dont est formé le ton total dans le cas où l'on indique encore en mesure absolue l'amplitude du ton fondamental, choisie comme unité;

cette amplitude dépend de l'intensité avec laquelle on frappe la corde. D'après cette donnée, le ton total peut être reproduit complètement par synthèse. Quelle que soit la manière dont la forme de l'oscillation de l'air qui correspond à ce son ait pris naissance, une fois qu'elle existe, on peut démontrer toujours par l'analyse expérimentale, à l'aide des résonnateurs, que les composants indiqués y existent.

Tout corps élastique capable d'osciller exécute des oscillations d'une fréquence déterminée, quand il est éloigné de sa position d'équilibre par un choc unique. Ce choc doit être relativement fort pour faire vibrer un diapason ; mais si l'on place, à une petite distance l'un de l'autre, deux diapasons exactement accordés pour la même note, et en sorte que les ouvertures de leur caisse de résonnance se regardent, il suffit de passer l'archet sur l'un des diapasons pour que l'autre vibre aussi ; cela provient de ce que les impulsions, communiquées par le premier diapason au deuxième par l'intermédiaire de l'air, frappent chaque fois le deuxième diapason d'une telle manière que l'accélération communiquée offre toujours le même signe que le mouvement préexistant. Les impulsions les plus fortes surviennent au moment où le diapason primaire passe par la position d'équilibre; car la vitesse de la masse en mouvement, et par conséquent la force vive, atteint alors son maximum. Pendant que le diapason primaire exécute la première moitié de son oscillation, le mouvement du diapason secondaire commence déjà à naître ; le diapason secondaire passe par sa position d'équilibre au même moment que le diapason primaire, et reçoit alors du diapason primaire une nouvelle impulsion dans la même direction que le mouvement qui préexiste. C'est un processus analogue au manège qu'exécute instinctivement l'enfant de chœur quand il tire, pour mettre en mouvement la lourde cloche d'église, toujours au moment où la corde elle-même est déjà dans son mouvement de descente ; les impulsions se communiquent ici aussi d'une manière rythmique à la cloche oscillant comme un pendule. Si l'on désaccorde légèrement le diapason secondaire, par exemple, en y accollant un petit morceau de cire, on ne peut plus le faire vibrer en touchant le diapason primaire ; alors une partie de l'impulsion anéantit toujours le mouvement qu'avaient déterminé les impulsions précédentes.

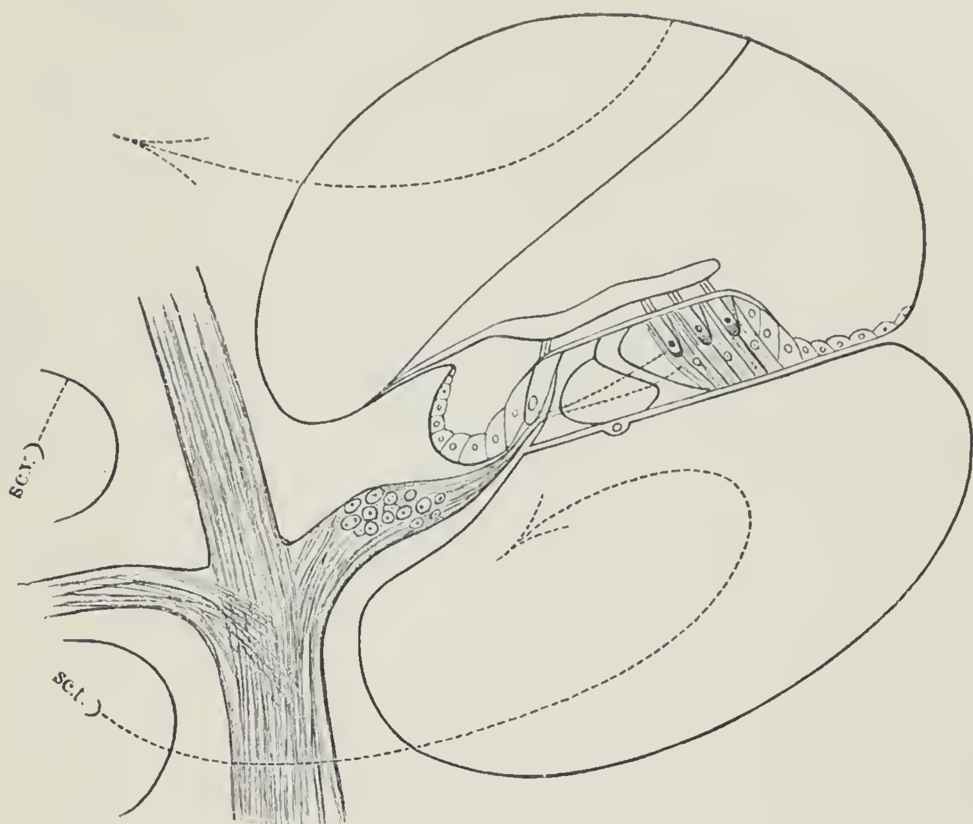
Il est des corps qui résonnent beaucoup plus facilement que les diapasons ; ce sont, entre autres, les espaces aériens de grandeur et de forme déterminées. Si l'on tient un diapason, qui cesse de vibrer et qu'on n'entend plus directement, sur l'ouverture d'un tel résonnateur accordé pour le même ton, on entend aussitôt de nouveau vibrer le diapason. On a donné aux résonnateurs une forme

telle que chacun d'eux peut être appliqué intimement dans le méat du conduit auditif; l'acuité auditive est alors bien plus grande pour ce ton, et celui-ci résonne presque exclusivement pour l'oreille s'il existe dans la masse sonore qui remplit l'espace, mais uniquement à cette condition. De tels résonnateurs se prêtent donc très bien à analyser expérimentalement la masse d'un son. Si la masse d'un son est celle que nous définissions plus haut, c'est-à-dire celle qui est produite en frappant la corde, on ne perçoit que des tons quand on ferme une oreille et qu'on introduit dans l'autre oreille un résonnateur accordé pour do, do^1, sol^1, do^2, mi^2 ou sol^2; les rapports d'intensité concordent alors d'une manière suffisamment rapprochée avec les chiffres indiqués ci-dessus et fournis par le calcul.

Les perceptions auditives non-musicales, que nous avons opposées comme bruits aux sons, d'après un criterium *subjectif*, se distinguent *objectivement* des sons; en effet, elles ne correspondent pas à des oscillations périodiquement régulières. Néanmoins on peut considérer les formes des mouvements qui correspondent aux bruits comme composées d'oscillations pendulaires; mais il faut admettre alors que les nombres d'oscillations des composants ne sont pas harmoniques, et que ces composants se modifient rapidement dans le temps : tandis que les uns cessent bientôt de résonner, ils sont remplacés par d'autres qui évoluent de la même manière. Quoique les bruits paraissent avoir une valeur esthétique moindre que les sons, ils possèdent une grande importance dans la formation de l'ensemble de nos représentations extérieures. Pour le démontrer il suffit de dire que les consonnes sont des bruits et que les voyelles forment des sons.

La partie non-nerveuse de l'oreille est un appareil qui transmet par résonnance les oscillations sonores de l'air aux fibres du nerf acoustique. Les fibres nerveuses de l'acoustique qui sont douées de l'énergie spécifique de l'audition se terminent en s'étalant sur la lame spirale du limaçon; sur le trajet des fibres du nerf cochléaire qui montent dans le *modiolus* du limaçon, et immédiatement avant leur sortie de la lame spirale osseuse, sont intercalées des cellules ganglionnaires bipolaires. La membrane qui est tendue entre la lame spirale osseuse et la paroi externe du limaçon (membrane spirale membraneuse du limaçon ou membrane basilaire) est en état d'exécuter des vibrations élastiques, car elle est composée elle-même de fibres élastiques tendues transversalement; elle porte, d'autre part, un organe compliqué, composé d'éléments élastiques, d'épithélium et de cellules sensorielles, l'organe de Corti. Les éléments élastiques sont ici représentés par deux séries continues

de fibres, fibres arciformes internes et externes. Les fibres internes se détachent du point de réunion de la membrane basale avec le modiolus, tandis que les



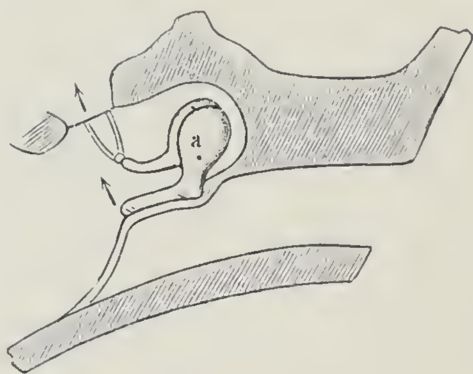
40.

fibres externes quittent cette membrane à quelque distance; les extrémités supérieures des deux catégories de fibres se rejoignent, et il en résulte un espace en forme de coupole, nommé canal de Corti, qui est recouvert par les fibres circulaires. Un bourrelet épithélial entoure intérieurement les fibres circulaires internes; du sommet de ce bourrelet part une membrane qui se dirige au-dessus du sommet des fibres circulaires et qui va rejoindre le sommet d'un autre bourrelet épithélial placé plus en haut sur la membrane basilaire; ce dernier bourrelet reçoit son point d'appui des cellules de soutènement qu'il renferme. La membrane est percée de cils reliés à des cellules; ces cellules ciliées existent en partie dans le bourrelet épithélial interne, mais en nombre plus grand dans le bourrelet épithélial externe où elles sont portées par les cellules de soutènement. Elles sont considérées comme des cellules sensorielles; car on pense que l'on a pu poursuivre les fibres nerveuses jusqu'à elles. En tout cas, des fibres nerveuses fines, qui sont variqueuses dans les préparations, passent par les ouvertures situées au sommet de la lame spirale osseuse (appelée *habenula perforata),* pénètrent dans le bourrelet épithélial interne, et, par la partie

basale du canal de Corti, dans le bourrelet épithélial externe. La lame spirale osseuse se prolonge au-dessus de l'*habenula perforata* en un prolongement dentiforme dont le sommet porte une membrane volumineuse fixée à ce niveau par un de ses bords seulement, et qu'on appelle la *membrana tectoria*; la partie libre de cette membrane semble reposer sur les cils des cellules ciliées. On s'imagine que les cellules ciliées sont excitées par le frottement des cils contre la *membrana tectoria* au moment où une bande transversale de la membrane basilaire se trouve en mouvement, et que l'excitation, née ainsi dans les cils, se communique aux fibres du nerf acoustique qui sont reliées avec les cellules ciliées. Au-dessus de la *membrana tectoria*, il est une autre membrane qui traverse transversalement tout le canal du limaçon et qu'on appelle la membrane de Reissner. L'organe de Corti est donc situé dans un sac spiraliforme dont la section est triangulaire (canal membraneux du limaçon). Ce sac appartient au système appelé endolymphatique et il est rempli de liquide (endolymphe). Si on se représente qu'on pénètre dans le labyrinthe par la fenêtre ovale pour traverser le limaçon, il faudra qu'on monte au-dessus du canal membraneux du limaçon par la *rampe vestibulaire*, en faisant deux tours et demi, pour arriver jusqu'à l'hélicotréma; puis on contournera ce dernier, on descendra par la *rampe tympanique* sous la membrane basilaire et on atteindra enfin, à la base du limaçon, la fenêtre ronde. La *rampe vestibulaire* et la *rampe tympanique* renferment de la périlymphe. La fenêtre ronde est fermée par une membrane élastique, et la fenêtre ovale par la base de l'étrier enchâssée d'une manière élastique; partout ailleurs la périlymphe, (abstraction faite du mince liseré de l'*aqueductus vestibuli*) et l'endolymphe (à l'exception de l'*aqueductus cochlœae*) sont contenues dans une paroi solide. Par conséquent, si la plaque de l'étrier est enfoncée dans la fenêtre ovale, il faut que la fenêtre ronde se bombe d'une quantité égale au point de vue du volume. La transmission de pression et le déplacement de liquide qui sont exigés à cet effet peuvent s'effectuer par deux voies, soit par la voie décrite ci-dessus en contournant l'hélicotréma, soit en éloignant le canal membraneux de la *scala vestibuli* et la bombant contre la *scala tympani*. Ce dernier déplacement doit s'accompagner d'un voûtement de la membrane basilaire qui peut faire en sorte que les cils viennent se frotter contre la *membrana tectoria*. Ainsi donc, des mouvements rythmiques de l'étrier pourront déterminer des mouvements rythmiques de la membrane basilaire et des excitations nerveuses rythmiques.

Les osselets de l'ouïe et la membrane du tympan sont parfaitement appropriés

à transmettre à la plaque de l'étrier le mouvement rythmique du son aérien : le marteau et l'enclume représentent un levier brisé dont l'axe de rotation se trouve dans le *processus folianus* du marteau et dans le prolongement court de l'enclume. Le *processus folianus* regarde en avant et se trouve fixé dans la *fissura Glaseri* par des bandelettes élastiques qui lui permettent des rotations autour de son axe longitudinal. Le prolongement court de l'enclume s'insère d'une manière analogue à la paroi opposée de la caisse du tympan. Le point d'intersection de l'axe de rotation avec le marteau est représenté par a dans la figure schématique 41. Le manche du marteau est soudé aussi à la façon d'un rayon dans la membrane du tympan, de sorte que la pointe du manche du marteau occupe le milieu de la membrane. Si donc la membrane tympanique se déprime alternativement plus et moins sous l'influence des oscillations de l'air, le marteau peut exécuter le même mouvement, en vertu de son pouvoir de rotation autour de l'axe que nous venons de désigner. Considérons le manche du marteau comme l'un des bras du levier angulaire; dans ce cas, le prolongement long de l'enclume représente l'autre bras qui est un peu plus court. L'extrémité de ce prolongement se trouve en contact avec l'étrier, qui est placé à peu près verticalement dans la direction de l'axe de ce prolongement. Il faut donc que, lors de chaque mouvement en dedans de la membrane tympanique, la plaque de l'étrier se meuve aussi en dedans; ce mouvement est moins étendu que celui de la pointe du manche du marteau, mais il s'exécute avec une plus grande force. Le marteau et l'enclume sont réunis par une articulation appelée articulation en ginglyme; celle-ci communique les mouvements en dedans du manche du marteau au long prolongement de l'enclume sans les affaiblir. Si le manche du marteau se meut en dehors, il se détache quelque peu et permet à l'enclume d'obéir aux forces agissant sur elle directement ou par l'intermédiaire de l'étrier. Il semble que l'étrier ait besoin d'être protégé ainsi contre une traction trop forte en dehors qui pourrait lui être imprimée par la membrane du tympan.



41.

La chaîne des osselets de l'ouïe est située dans la cavité tympanique, espace à air, fermé du côté du conduit auditif externe par la membrane tympanique, et communiquant avec la cavité pharyngienne par la trompe d'Eustache. Celle-ci constitue un canal de conduction pour l'air; sa fermeture ou son ouverture

est régie par l'action antagoniste de forces élastiques et de forces musculaires. En diverses circonstances, ainsi quand on se mouche le nez, l'air renfermé dans l'espace pharyngien se trouve sous une haute pression ; si la trompe d'Eustache ne se ferme pas simultanément, il se peut que la membrane du tympan subisse soudainement une forte impulsion vers le dehors. Quand la trompe d'Eustache fonctionne régulièrement, la pression qui s'exerce sur les deux côtés de la membrane tympanique est généralement égale. Mais il arrive que la pression de l'air de la cavité tympanique s'abaisse, par exemple lorsque, à la suite de catarrhe, la lumière de la trompe d'Eustache se trouve obstruée d'une manière continue et que l'air est absorbé par la paroi de la cavité : la membrane tympanique présente alors vers l'intérieur une voussure plus forte que normalement, et en même temps elle est plus tendue. On peut provoquer volontairement cet état d'une manière passagère, en avalant à vide pendant que le nez est fermé. Lors de la déglutition. la trompe d'Eustache s'ouvre, et l'air passe de la cavité tympanique dans la cavité pharyngienne où il est raréfié en ce moment si le nez est fermé : de cette manière on peut se convaincre que l'acuité auditive (spécialement pour les tons bas) est relativement minime quand la membrane tympanique est trop tendue. L'état normal se rétablit rapidement quand on avale à différentes reprises, le nez étant ouvert ; du reste, le degré de tension de la membrane tympanique, qui se constitue sous la seule influence des forces élastiques de la membrane tympanique et de la chaîne des osselets, ne paraît pas représenter les meilleures conditions pour l'audition nette ; c'est ce qui est rendu probable par l'existence du muscle tenseur du tympan, qui doit avoir pour effet de tourner en dedans le manche du marteau et de tendre la membrane du tympan. Pour ce qui concerne le rôle du muscle de l'étrier, on ne peut énoncer aucune opinion fondée.

La membrane tympanique est mise en mouvement par les oscillations sonores de l'air; mais comme elle est élastique et qu'elle est tendue, on pourrait s'attendre à ce que sa résonnance intervienne de préférence pour un ou pour quelques tons, ainsi qu'il arrive avec les autres corps résonnateurs. Dans ce cas nous pourrions comprendre difficilement la grande variété des perceptions possibles ; mais des membranes tendues circulairement se prêtent très bien à rendre des états vibratoires multiples, les plaques du téléphone le démontrent ; en outre, il existe pour la membrane du tympan deux causes qui paraissent avoir une influence favorable dans ce même sens : l'insertion radiaire du manche du marteau, et sa rétraction centrale ombiliforme. Nous pouvons donc nous attendre à ce que le mouvement, en forme de piston, qu'exécute la plaque de l'étrier se

fasse toujours dans le même sens et dans une étendue proportionnelle au mouvement sonore des particules d'air qui sont en contact immédiat avec la membrane tympanique. Les mouvements de la fenêtre ronde doivent présenter le même rapport vis à vis des mouvements de la plaque de l'étrier; mais entre la fenêtre ronde et la fenêtre ovale sont réalisées certaines conditions pour qu'une résonnance sélective s'établisse. En effet, la membrane basilaire qui contribue par ses déplacements (ainsi que nous l'avons vu plus haut) à transmettre les oscillations de la plaque de l'étrier à la fenêtre ronde, renferme dans un ordre régulier une couche d'éléments élastiques tendus transversalement; chaque fibre arciforme renferme environ quatre de ces éléments; les autres éléments qui composent la membrane basilaire possèdent une structure bien plus délicate. Il est donc probable que chacune, ou au moins un petit nombre de ces fibres élastiques transversales, peut vibrer indépendamment de celles qui l'entourent. Or, la longueur des fibres transversales, ou, en d'autres termes, la largeur de la membrane basilaire, augmente considérablement depuis la base du limaçon jusqu'au sommet, soit dans le rapport de 1 à 12; on peut donc s'attendre à ce que le nombre d'oscillations propres aux éléments élastiques de la base soit notablement plus grand que celui des éléments du sommet. En fait, on admet, d'une manière assez générale, que la membrane basilaire constitue un système continu de cordes différemment accordées, et que, de cette manière, se trouve établie dans l'espace une très délicate distribution de la résonnance sélective. D'après cette théorie, quand un diapason *do* vibre dans le domaine auditif, un petit nombre de fibres voisines de la membrane basilaire entrent en vibration, et seul le groupe des fibres acoustiques qui se terminent au-dessus de ce groupe de fibres basilaires est mis en état d'excitation. L'audition du ton *do* est désignée alors comme l'énergie spécifique de ces fibres nerveuses. Un processus analogue s'effectue quand un diapason do^1 est employé, seulement alors la partie de la membrane basilaire et les fibres nerveuses correspondantes qui interviennent seraient situées plus près de la base du limaçon. On comprendrait de cette manière la multiplicité des perceptions auditives qu'on peut distinguer et qui correspondent à des fréquences d'oscillations allant de 30 à 38000 par seconde.

L'élément de la perception pour le sens qui nous occupe paraît être l'audition d'un ton simple d'une hauteur déterminée. On ne peut juger exactement de l'intensité des perceptions auditives que si on compare les perceptions de tons ayant la même hauteur; aussi ce n'est que pour les tons de même hauteur qu'on trouve un rapport simple entre l'intensité de la perception et l'amplitude de

l'oscillation; la hauteur étant égale, l'intensité de la perception est probablement proportionnelle au carré de l'amplitude de l'oscillation. Si l'on compare des tons de hauteur différente, la fréquence d'oscillation influe sur l'intensité de la perception; en effet, des tons plus élevés, mais d'une amplitude moindre, paraissent aussi forts que des tons plus bas avec une amplitude plus grande.

Quand il ne s'agit plus de l'audition d'un ton unique et que la masse sonore qui frappe l'oreille est compliquée, autant de parties distinctes de la membrane basilaire entrent en vibration, autant de groupes distincts de terminaisons nerveuses entrent en excitation qu'il y a de composants simples dans la masse sonore. Il en résulte la perception d'un son d'une hauteur et d'un timbre déterminés, et l'objet de cette perception se trouve constitué par un complexus d'éléments de la perception du sens auditif. La nature composée des perceptions des sons par rapport à la nature simple des perceptions du ton n'est pas immédiatement consciente, au moins dans le cas où l'on se sert du sens auditif de la manière habituelle pour s'orienter au milieu du monde extérieur ou sous l'empire de l'intérêt musical esthétique. Un son déterminé, tel que celui d'une voyelle, nous apparaît, à première vue, tout aussi simple et d'un caractère aussi déterminé que le ton d'un diapason. Toutefois, si l'oreille est exercée à la musique et si l'attention est concentrée successivement sur chacun des éléments de la perception, on peut analyser sans autre moyen les masses sonores, c'est-à-dire qu'on peut indiquer exactement les composants dont elles sont formées. A cet égard, le sens auditif est supérieur au sens visuel; en effet, ce dernier n'est pas en état de rapporter aux divers éléments perceptifs les qualités différentes dont se compose une perception visuelle colorée ou incolore; il ne pourra non plus jamais l'apprendre, parce que le nombre des combinaisons des variétés de lumière, objectivement différentes, qui peuvent toutes déterminer une même perception lumineuse, est infiniment grand.

Une autre supériorité que possède le sens auditif sur le sens visuel consiste en ce que les modifications de la perception auditive et les modifications des processus sonores objectifs présentent une remarquable concordance au point de vue du temps. Par contre, le sens auditif est bien inférieur au sens visuel quand il s'agit de projeter à l'extérieur la source de la perception sensorielle et de la localiser exactement. Nous ne jugeons de la distance du foyer sonore que par l'intensité de la perception. Par conséquent, la justesse de cette évaluation dépend complètement de la connaissance que nous avons de l'intensité du son à l'endroit de sa production même. Cette connaissance est

généralement très imparfaite, et la taxation de la distance en devient inexacte au même degré.

Nous estimons que la source sonore est située à la droite ou la gauche de notre corps probablement en nous appuyant sur des différences minimes entre l'intensité des perceptions auditives de chaque oreille. Mais il existe une tendance à localiser des perceptions auditives dans notre propre corps ; cette tendance est surtout manifeste quand un son de qualité égale frappe les deux oreilles avec une intensité notablement différente ; une localisation remarquable se fait alors dans l'oreille la plus atteinte ou bien dans un endroit de la tête plus voisin de cette oreille que de l'autre.

On discute encore la question de savoir si la perception du bruit se fait, comme celle du son, par l'intermédiaire de l'appareil du limaçon, ou bien si des dispositifs spéciaux du reste du labyrinthe servent exclusivement à la perception des bruits. Comme les bruits ne semblent pas se distinguer des sons par la nature de leurs éléments perceptifs, mais seulement par le mode de leurs combinaisons, il n'y a pas de nécessité d'admettre pour eux l'existence d'un dispositif spécial. Le rameau vestibulaire du nerf acoustique et ses organes terminaux périphériques semblent ne pas servir à l'audition ; en tout cas, ils contribuent à régler d'une manière inconsciente l'équilibre du corps.

Voix et parole.

Les plus importants phénomènes acoustiques pour l'homme sont ceux de la voix et de la parole. Le concept de la formation de la voix comprend les manifestations vitales, perceptibles par l'ouïe, dues à l'activité vibratoire des cordes vocales et qui, au point de vue esthétique, produisent une impression musicale. La parole, au contraire, n'est pas limitée à des productions vocales dont le caractère musical occupe, du reste, l'arrière plan, lorsqu'elles servent au langage ; elle utilise aussi, dans une large mesure, les bruits non-musicaux qui sont produits par le courant de l'air expiré depuis la fente glottique jusqu'à la fente labiale, et elle appelle encore à son secours de nombreux mouvements musculaires agissant, non pas sur l'appareil auditif, mais sur l'appareil optique. L'impression optique produite par ces mouvements peut être passagère, comme celle engendrée par le geste qui accompagne la parole ou par le langage mimique existant d'une manière indépendante ; mais l'effet visible des mouvements des membres peut aussi être fixé dans l'écriture par divers moyens particuliers pour être représenté indéfiniment à l'esprit.

Comme la voix est une production acoustique possédant un caractère musical, on doit considérer les organes servant à sa production comme formant un instrument musical ; dès lors on peut se demander avec quel instrument musical l'appareil vocal de l'homme offre le plus d'analogie. Or, c'est évidemment avec la flûte à anche, dont les parties essentielles sont d'abord le porte-vent, ensuite l'anche ou languette, et en troisième lieu le cornet d'harmonie. Le porte-vent fournit le courant d'air dont on peut régler l'intensité et qui dans tous les cas est nécessaire pour faire vibrer la languette ; le courant d'air du porte-vent passe d'abord dans le tuyau de la flûte d'où il ne s'échappe à nouveau qu'après avoir passé par le mécanisme de l'anche ; dans ce dernier, le courant d'air doit passer à travers un rétrécissement ayant une largeur variant rythmiquement et formée par les bords de l'anche et ceux de la fenêtre qui entoure l'anche. Dans les flûtes à anches artificielles telles qu'on les emploie pour produire le son musical, l'anche se compose d'une plaque métallique élastique dont une extrémité est fixée solidement et dont la partie libre peut exécuter des vibrations régulières. La longueur de la partie qui vibre dans l'anche métallique est réglée par la rasette qui se laisse fixer à des distances variables sur la partie mobile de l'anche et donne ainsi à cette dernière un nouveau point d'appui fixe. La caisse porte sur une des faces une large fente ou fenêtre à travers laquelle — au moins dans les flûtes à anche libre qui seules doivent être considérées ici — l'anche vibre librement, et qui se trouve occupée presque complètement par l'anche en position d'équilibre. Plus l'anche s'écarte de sa position d'équilibre dans l'une ou l'autre direction, plus la fente s'agrandit entre le bord de l'anche et le bord de la fenêtre du cadre.

Quand la flûte est mise en mouvement, le phénomène se déroule de la manière suivante : le courant d'air qui arrive du porte-vent produit dans le tuyau une augmentation de pression qui fait dévier l'anche en dehors. Un effet double s'ensuit : d'abord la force élastique, qui tend à ramener le ressort dans sa position d'équilibre, augmente à mesure que l'écart s'accroit ; ensuite la pression de l'air diminue en dedans de l'anche parce que l'air s'écoule plus librement par la fente élargie. Ces deux moments s'additionnent pour ramener l'anche à sa position d'équilibre ; mais celle-ci la dépasse en dedans par suite de la vitesse acquise. Elle retourne ensuite sur ses pas dès que la force vive de sa masse en mouvement est devenue nulle. L'augmentation et la diminution rythmique de l'intensité du courant d'air qui se produit au-delà de la fente, y engendre des modifications rythmiques correspondantes de pression ; celles-ci se transmettent sous forme d'ondes bien loin au-delà du domaine du courant

translatoire de l'air, et quand elles frappent une oreille, elles deviennent cause de la perception d'un son ayant une intensité, une hauteur et un timbre déterminés.

Indépendamment de la distance qui sépare l'oreille et la flûte, l'intensité du son dépend de l'intensité du courant d'air fourni par le porte-vent et de l'étendue d'oscillation de l'anche ; la hauteur du ton dépend seulement, dans une limite très étendue, du nombre de vibrations de l'anche ; enfin le timbre dépend de la forme des oscillations de l'anche et de la manière dont elle remplit l'espace de la fenêtre. Il existe des anches métalliques dont les vibrations, comme celles du diapason, obéissent à la loi du pendule. Si on fait vibrer ces anches en dehors de la flûte, par exemple à l'aide de l'archet, elles produisent un ton simple, c'est-à-dire elles déterminent dans l'air des variations de pression dont l'évolution dans le temps est représentée par une simple courbe sinusoïdale ; toutefois si l'on souffle dans une flûte renfermant une telle anche, on n'obtient pas un simple ton, mais un son composé d'un certain nombre de tons. Comme la pression de l'air au-delà du mécanisme de l'anche dépend directement de l'intensité du courant, et comme la grandeur de la fente n'est généralement pas simplement proportionnelle à l'angle de déviation de l'anche, il faut s'attendre à ce que l'évolution, dans le temps, des variations de pression de l'air ne se laisse plus représenter par une simple courbe sinusoïdale, mais par une courbe plus compliquée.

Pour le son qui prend naissance dans le tuyau à anche et par le mécanisme de l'anche, il est donc de règle qu'il renferme, outre le ton fondamental, un nombre considérable de tons harmoniques supérieurs, dont l'intensité (par rapport à l'intensité du ton fondamental) peut présenter des rapports divers avec leur numéro d'ordre. Mais à l'aide de la troisième partie principale du tuyau à anche, c'est-à-dire du cornet d'harmonie, on peut établir une sélection parmi les différents tons qui composent la masse sonore produite par l'anche. Ce cornet d'harmonie est un résonnateur qui renforce certains tons harmoniques ou affaiblit certains autres, d'après les proportions de sa forme.

Dans l'appareil vocal humain le porte-vent est représenté par la cage thoracique avec les poumons, le mécanisme de l'anche par le larynx avec les cordes vocales, le cornet d'harmonie par les cavités pharyngienne, buccale et nasale.

L'élargissement inspiratoire de la cage thoracique fait entrer sans bruit par la glotte entr'ouverte une quantité considérable d'air dans les poumons. Quand la voix doit se former, la glotte se rétrécit d'abord par l'action des cordes vocales qui se tendent pour limiter une fente sagittale étroite ; puis

les muscles expiratoires entrent dans une activite graduée d'une manière appropriée et mettent l'air des poumons sous une pression élevée : l'air comprimé, passant entre les cordes vocales, les fait vibrer. Par opposition à l'anche métallique des tuyaux à anche artificielle, on peut considérer les cordes vocales comme des anches membraneuses. Tandis que dans le mécanisme des anches métalliques, les modifications rythmiques de la fente sont délimitées par la distance variable entre les bords de l'anche et ceux de la fenêtre, et que les modifications dans l'étendue de la fente ne sont produites que par les mouvements de l'une de ces deux pièces, nous trouvons, au contraire, dans le larynx que les deux pièces qui circonscrivent la fente, les deux cordes vocales, sont capables de se mouvoir. Les bords opposés et nettement taillés des cordes vocales sont seuls libres, tandis que leur partie restante est soudée avec les parois du larynx. Les portions de cordes vocales qui entrent en vibration s'étendent plus ou moins loin en dehors dans les différents mouvements vibratoires. Chaque bande transversale d'une corde vocale en vibration exécute des mouvements analogues à ceux d'une simple languette métallique, les vibrations étant produites par un jeu de forces qui correspond à celui décrit pour l'anche métallique : augmentation de pression en-dessous des cordes vocales, déviation de celles-ci vers le haut, avec augmentation de la tension élastique et élargissement de la fente ; d'où résultent augmentation de l'écoulement de l'air et diminution dans la pression en-dessous de la glotte ; oscillation en retour des cordes vocales avec rétrécissement de la fente, etc. Le rapport causal, qui régit en outre la production du son, nous est donné par la modification rythmique de trois termes : la fente glottique, l'intensité du courant dans la fente et la pression au-dessus de la glotte. Les modifications rythmiques de la pression se transmettent également sous forme d'ondes bien au-delà du domaine du courant translatoire de l'air et déterminent, quand elles frappent une oreille, la perception du son de la voix.

La forme vibratoire des cordes vocales ne se fait en aucun cas à la manière d'un simple pendule et varie en outre avec les états de tension des muscles qui entrent en jeu. L'évolution des modifications rythmiques de la pression s'effectue d'après des lois compliquées, et cela pour des raisons que nous avons indiquées lors de l'étude du tuyau à anche. Aussi se produit-il toujours, dans le larynx, des sons qui renferment, outre le ton fondamental, un nombre notable de tons harmoniques supérieurs. Le choix qui se fait dans ces tons partiels varie selon une large mesure, par suite de la forme très variable des cavités buccale et pharyngienne.

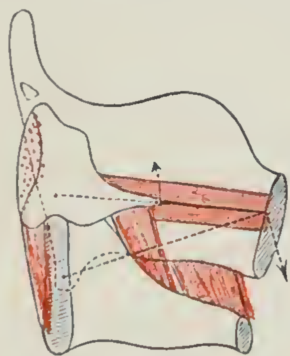
Il n'est pas besoin de décrire ici les rapports anatomiques qui doivent être considérés dans les mouvements phonétiques du thorax et dans les modifications de forme des cavités buccale et pharyngienne; mais nous ne pouvons omettre quelques considérations de ce genre en ce qui concerne le larynx.

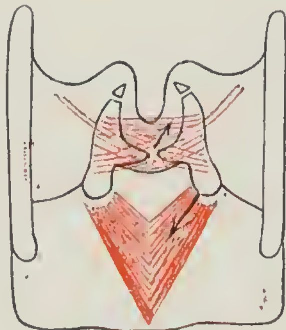
Dans l'édifice mécanique du larynx on peut considérer comme base le cartilage cricoïde appelé parfois, avec raison, cartilage fondamental. Le cartilage thyroïde s'articule par ses cornes inférieures sur les faces latérales de l'anneau du cricoïde, de telle manière que les deux cartilages peuvent se mouvoir l'un sur l'autre autour d'un axe horizontal et transverse.

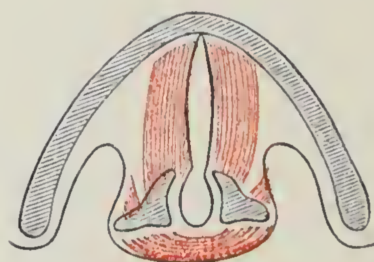
Le mouvement qui a pour effet de rétrécir la fente antérieure entre les cartilages cricoïde et thyroïde et d'augmenter la distance sagittale entre l'insertion de la corde vocale au bord antérieur du cartilage thyroïde et le bord supérieur de la partie annulaire du cricoïde, est déterminé par la contraction des muscles crico-thyroïdiens antérieurs; il est produit en réalité par l'élévation de la partie antérieure du cartilage cricoïde vers le bord antérieur et inférieur du cartilage thyroïde qui reste immobile. Mais on conçoit plus facilement ce rapport quand on se représente le cartilage thyroïde abaissé vers le cartilage cricoïde. Quelle que soit la manière de se représenter cette rotation, lors de son exécution les points d'insertion postérieurs des cordes vocales s'éloignent des points antérieurs, les points d'insertion postérieurs étant supposés fixes par suite de l'immobilisation des cartilages aryténoïdes sur le cartilage cricoïde. Dans le cas contraire, la contraction des muscles crico-thyroïdiens antérieurs n'aurait pas pour effet de tendre les cordes vocales, mais ferait basculer en avant les cartilages aryténoïdes sur le bord supérieur du cartilage cricoïde. En effet, les aryténoïdes s'articulent avec le cricoïde de telle manière qu'ils peuvent exécuter les trois mouvements suivants : d'abord, rotation autour d'un axe horizontal transverse, pendant laquelle les extrémités des processus vocaux se meuvent suivant un arc vertical sagittal, tout en conservant leur distance respective; deuxièmement, rotation autour de leur axe vertical respectif, pendant laquelle les extrémités des processus vocaux s'éloignent ou se rapprochent l'une de l'autre; en troisième lieu, glissement dans une direction transversale, pendant lequel les surfaces opposées des aryténoïdes se rapprochent ou s'éloignent sans présenter un mouvement de rotation.

La rotation indiquée en premier lieu, soit en avant et en bas, se produirait quand, parmi les muscles du larynx, les crico-thyroïdiens se contracteraient isolément. Mais les cordes vocales ne se tendraient pas nécessairement alors; pour produire cette tension il faudrait empêcher la rotation que les crico-

thyroïdiens tendent à communiquer aux aryténoïdes. A ce point de vue le muscle crico-aryténoïdien postérieur est antagoniste du crico-thyroïdien, mais seulement par une composante de la direction de son mouvement (fig. 42). Il est encore une autre composante qui détermine en même temps la rotation autour du second des axes indiqués (fig. 43). Ainsi donc, la seule activité antagoniste des crico-thyroïdiens et des crico-aryténoïdiens postérieurs détermine bien la tension des cordes vocales, mais aussi la rotation simultanée des processus vocaux en dehors, par conséquent l'élargissement de la fente glottique. Or, pour que les cordes vocales vibrent, il n'est pas seulement besoin qu'elles soient tendues à un certain degré, mais aussi que la fente glottique présente une certaine étroitesse. Aussi la formation de la voix exige l'intervention de muscles qui contrebalancent la composante tendant à élargir la glotte, sans empêcher la rotation en arrière exécutée par les aryténoïdes autour de leur axe transversal sous l'influence des crico-aryténoïdiens postérieurs. Un tel effet est produit par les aryténoïdiens propres qui font glisser sans rotation les cartilages aryténoïdes l'un vers l'autre et qui représentent, avec les crico-aryténoïdiens latéraux et les thyro-aryténoïdiens, une sorte de sphincter pour la fente glottique (fig. 44).


42.


43.


44.

Les muscles thyro-aryténoïdiens internes et externes, qui contribuent déjà à rétrécir la fente glottique, possèdent une autre fonction importante ; elle consiste à fixer la base du corps des cordes vocales, dont la coupe frontale est triangulaire avec le côté le plus large dirigé au-dehors (fig. 45). Les muscles précités sont-ils contractés? — le corps tout entier de chaque corde vocale vibre comme un tout ; sont-ils relâchés?—une ligne nodale, parallèle au bord vocal, se forme et le bord tendineux de la corde vocale se meut toujours, pendant la vibration, dans une direction opposée à celle de la base relâchée. Un tel phénomène est dû au mécanisme suivant : lors de la contraction des muscles expirateurs


45.

l'élévation de la pression en-dessous de la glotte a pour premier effet de bomber vers le haut la base moins tendue de la corde vocale ; dès que la base est ainsi tendue, la pression augmente et déplace vers le haut les bords tendineux, plus tendus, des cordes vocales ; il en résulte une diminution momentanée de la pression en-dessous de la glotte, la base s'affaisse en premier lieu, puis le bord retombe à son tour, et ce mouvement alternatif se répète.

Lorsque les bords des cordes vocales vibrent autour de la ligne nodale, la masse vibratoire est plus petite que dans le cas où chaque corde vocale vibre comme un tout; la longueur de chaque bande transversale vibrant dans la même direction est également plus courte. Par conséquent, lors de ce mode de vibration qui correspond à un registre vocal spécial, appelé voix de fausset ou voix de tête, la durée de chaque vibration simple est plus courte, le ton est généralement plus haut. Par contre, la contraction des thyro-aryténoïdiens fait que les cordes vocales vibrent comme un tout et alors résonne la voix de poitrine avec son échelle de tons plus bas.

La contraction isolée des thyro-aryténoïdiens rapprocherait l'une de l'autre les insertions antérieure et postérieure de la corde vocale et déterminerait ainsi le relâchement du bord vocal en vibration. Dès lors, pour que les cordes vocales vibrent dans la voix de poitrine, il est nécessaire que les crico-thyroïdiens et les crico-aryténoïdiens postérieurs opposent une traction antagoniste plus forte et, pour que l'action des crico-aryténoïdiens postérieurs ne puisse élargir la glotte, il faut encore que les aryténoïdiens propres et les crico-aryténoïdiens latéraux se contractent davantage. Aussi l'on éprouve pour l'émission des tons de poitrine une plus grande tension dans le larynx que pour l'émission de la voix de tête (les tons les plus élevés de cette dernière faisant exception). Par conséquent, lorsque les cordes vocales sont dans la position de la voix de fausset, la glotte est plus large, et, par suite de la consommation plus grande d'air qui en résulte, la tension des muscles expiratoires est plus forte que pour la voix de poitrine. L'étroitesse plus grande de la glotte pendant l'émission de cette dernière détermine une résonnance plus considérable de la colonne d'air située en-dessous de la fente glottique et dans la cage thoracique. Le frémissement vocal est plus sensible au thorax pendant les tons de poitrine, plus sensible à la tête pour la voix de fausset. La vibration des cordes vocales en totalité, telle qu'elle se présente pour la voix de poitrine, apporte des conditions plus simples pour la forme vibratoire de l'air ; la masse sonore qui en résulte est plus simple, elle renferme moins de tons supérieurs ; le timbre est plus doux que dans la voix de fausset, qui présente facilement quelque chose de criard.

La voix de poitrine parcourt son registre à mesure que les cordes vocales modifient leur tension ; nous avons déjà expliqué comment *tous* les muscles intrinsèques du larynx contribuent à produire cet effet. A partir d'une certaine hauteur de ton, qui varie d'individu à individu, la voix peut se former dans les deux registres, tandis qu'une élévation nouvelle n'est plus possible que dans la voix de fausset.

Pour les tons communs aux deux registres, la tension des cordes vocales est moindre dans la voix de fausset que dans la voix de poitrine. Lorsque la voix de fausset engendre les tons élevés de son registre, l'augmentation de la tension des cordes vocales, qui se produit par la contraction des muscles laryngés internes, est soutenue en outre par un mécanisme nouveau : la contraction plus énergique des crico-aryténoïdiens latéraux peuvent presser fortement les processus vocaux l'un contre l'autre, de sorte que les parties postérieures des bords tendineux des cordes vocales sont amenées en contact intime. Plus ce contact s'étend en avant, plus le segment des cordes vocales, mesuré en direction sagittale et capable de vibrer, devient court, plus aussi les vibrations deviennent rapides ; c'est un effet analogue à celui produit par la rasette dans le tuyau à anche métallique.

Il est certain que les parties postérieures des bords des cordes vocales peuvent présenter un contact continu pendant l'émission de la voix de fausset, de sorte qu'elles n'entrent pas en vibration ; mais la cause de cet état n'est pas complètement élucidée ; peut-être qu'elle réside dans la contraction de certaines fibres des thyro-aryténoïdiens internes, qui s'infléchissent de la direction sagittale dans la direction transversale et viennent s'insérer au bord ligamenteux de la corde vocale. L'activité de telles fibres peut tendre et mouvoir en dehors une partie de la corde vocale située en avant de leur insertion, tandis qu'elle détend la partie située en arrière de cette insertion et la comprime en dedans.

Lorsque des larynx délicats doivent produire les tons les plus élevés de leur registre, l'action antagoniste des crico-thyroïdiens antérieurs et crico-aryténoïdiens postérieurs, qui a pour effet de tendre les cordes vocales, se trouve soutenue par les muscles extrinsèques du larynx. Tous les muscles qui sont capables de diminuer l'angle formé par les deux plaques du cartilage thyroïde peuvent contribuer à produire cet effet ; tels sont la partie supérieure du constricteur pharyngé inférieur, comme aussi, l'os hyoïde étant fixé en haut, les sterno-thyroïdiens et les thyro-hyoïdiens, surtout ces derniers qui soulèvent en même temps le larynx : de fait, on voit le larynx se soulever lorsque la voix monte.

L'étendue variable de tons que peut fournir un individu, c'est-à-dire l'étendue de sa voix, dépend avant tout de l'exercice, tandis que la position de la voix, c'est-à-dire la région moyenne où la voix se meut sur l'échelle des tons, est régie en première ligne par les rapports anatomiques. Les dimensions plus petites et la délicatesse plus grande des cartilages, que présente le larynx des enfants et des femmes, établissent les conditions de leur voix relativement plus élevée que celle de l'homme. L'étendue et la position de la voix des chanteurs sont résumées dans le tableau ci-dessous ; les notes mises entre [ ] y indiquent la position moyenne où la voix se développe avec le plus d'énergie, tandis que les notes mises entre ( ) ne possèdent plus d'ordinaire un son bien satisfaisant :

Soprano : (do^{1}) ré^{1} mi^{1} fa^{1} [sol^{1} la^{1} si^{1} do^{2} ré^{2}] mi^{2} fa^{2} sol^{2} (la^{2} si^{2}).
Alto : (sol) la si do^{1} [ré^{1} mi^{1} fa^{1} sol^{1} la^{1} si^{1}] do^{2} (ré^{2}).
Ténor : (do ré) mi fa sol [la si do^{1} ré^{1} mi^{1}] fa^{1} sol^{1} la^{1} (si^{1}).
Basse : (fa-^{1}) sol-^{1} la-^{1} si-^{1} do [ré mi fa sol la si] do^{1} ré^{1} (mi^{1}).

La voix de basse descend exceptionnellement jusqu'au contre fa (42 vibrations) et la voix de soprano monte exceptionnellement jusqu'à do^{3} (1708 vibrations).

L'intensité du son vocal dépend, *cœteris paribus*, de l'intensité du courant expiratoire. Lorsque la même hauteur de ton doit être conservée tout en variant l'intensité, ainsi que le crescendo ou le decrescendo du chant l'exige, il se présente une difficulté spéciale ; en effet, la hauteur du ton produit par les tuyaux à anche membraneuse dépend à un degré assez notable de l'intensité du courant aérien. Quand la pression expiratoire augmente dans le crescendo, les cordes vocales se tendent davantage par la seule pression de l'air, et il faut, pour que la même hauteur de ton soit conservée, que la traction musculaire se détende suffisamment pour compenser cette augmentation de tension. De même, la compensation, nécessaire pour chaque intensité déterminée de ton, fait que la voix entonne plus difficilement le ton exact avec des intensités variables. Après cela, il est très étonnant que les chanteurs exercés disposent d'un aussi grand degré d'exactitude pour entonner la note juste ; en effet, ils l'atteignent jusqu'à une erreur d'environ 1 % près du nombre de vibrations. Il est également à remarquer que la voix entonne une note avec de plus petites erreurs qu'elle ne la soutient. La faculté de nuancer la hauteur des tons n'est apparemment pas susceptible de se développer grandement : l'intervalle minimal que la voix des chanteurs parcourt en montant ou en descendant d'un ton à l'autre, atteint à

peine moins d'un quart de ton ; mais cet intervalle suffit complètement pour les besoins de la musique.

La richesse en tons partiels, qui est propre au son vocal produit par la glotte, apporte avec elle la condition nécessaire pour que ce son glottique puisse présenter une grande variété de timbre d'après les conditions de résonnance dans le cornet d'harmonie. C'est là une particularité très favorable à l'utilité du son vocal en tant qu'il est au service de la parole. D'une part, il est possible de parler sans son vocal, ainsi à voix basse, car alors la glotte ne vibre pas ; d'autre part, le son vocal n'est pas suffisant pour produire le nombre de sons, assez distincts les uns des autres, dont la parole a besoin ; mais il faut, pour que le langage ait de la force et de l'harmonie, une catégorie de sons qui soient sonores et musicaux et qui représentent les piliers, pour ainsi dire, sur lesquels les sons moins acoustiques et moins esthétiques, ayant le caractère de bruits, puissent s'édifier. Ces derniers sont représentés par les consonnes, les premiers par les voyelles, celles-ci n'étant autre chose que les modifications de timbre imprimées au son vocal par les modifications de forme du tuyau de renforcement ou cornet d'hormonie.

Si l'on veut, par un coup d'œil complet, embrasser le rapport réel qui existe entre les variations de forme des cavités buccale et pharyngienne et les modifications du son vocal, il suffit, pour une raison qui deviendra manifeste plus tard, de considérer trois voyelles, A, I et U (1). Avant d'entreprendre cet exposé, il faut faire une remarque générale : toute formation vocale parfaite exige que la cavité pharyngienne soit fermée du côté de la cavité nasale ; si cette fermeture n'existe pas, on obtient les voyelles dites nasales sur lesquelles nous reviendrons plus tard. Cette délimitation entre les cavités pharyngienne et nasale, qui est nécessaire à la vocalisation parfaite, s'établit par la contraction simultanée du constricteur pharyngien supérieur, des muscles du palais et de l'arc palatin. Le pharyngien supérieur et le ptérygo-pharyngien compriment la paroi postérieure et latérale du pharynx en forme de bourrelet (bourrelet de Passavant) qui vient se mettre en contact avec le bord postérieur du voile palatin, soulevé et tendu dans la position horizontale ; en même temps les bords de l'arc palatin postérieur se rapprochent et prennent entre eux la luette tendue par l'azygos uvulæ.

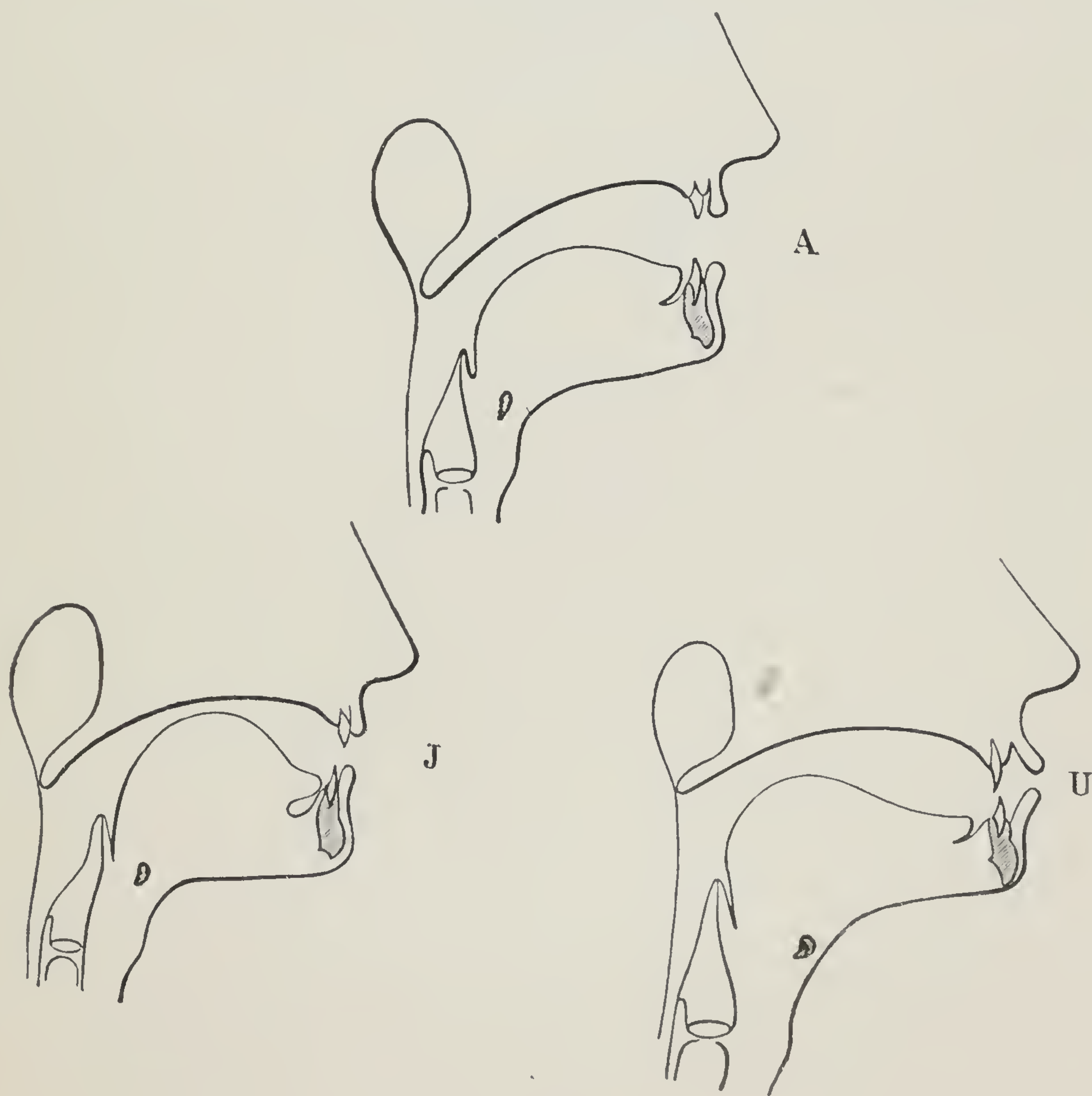
Si nous examinons la formation de chacune des voyelles ci-dessus indiquées, nous constatons les modifications suivantes :

Pour A le larynx, la langue et les lèvres restent au repos, la mâchoire

(1) La voyelle simple U de la langue allemande représente ici la voyelle double OU de la langue française.

inférieure s'abaisse simplement afin de donner à la bouche une ouverture moyenne, mais ne se déplace ni en avant, ni en arrière. L'intervention musculaire volontaire lors de la vocalisation de A consiste donc à produire le son vocal dans la glotte, à délimiter (d'une manière incomplète) la cavité pharyngienne de la cavité nasale, et à ouvrir la bouche. La forme que reçoit le tuyau de renforcement est également simple; elle se rapproche de la forme d'un entonnoir s'élargissant en avant, dont les parois ne sont évidemment pas droites, mais concaves en avant et en bas; le tuyau de renforcement n'est ni raccourci ni allongé; le frémissement vocal se perçoit avec une netteté relativement identique au vertex et à la cage thoracique.

Lors de la vocalisation de I, le larynx se soulève, la mâchoire inférieure glisse en arrière et descend légèrement (ouverture de la bouche); la délimitation entre les cavités pharyngienne et nasale est plus parfaite que pour A et U; la fente buccale, circonscrite par les lèvres tendues et appliquées sur les



incisives, s'élargit dans la direction transversale; la pointe de la langue s'appuie contre les incisives inférieures; la plus grande masse de la musculature linguale se réunit vers le milieu de la langue et y forme un gros bourrelet très voisin du palais osseux; le tuyau de renforcement est raccourci dans son entier et séparé en deux parties par l'étroit passage compris entre le dos de la langue et le palais osseux; chacune de ces parties présente une forme qui se rapproche de celle d'une poire ou d'une cornue; le frémissement vocal se perçoit surtout au vertex.

Lors de la vocalisation de U, le larynx s'abaisse; le maxillaire inférieur se projette en avant avec une légère rotation en bas; la fente buccale est rétrécie transversalement, arrondie dans sa totalité par les lèvres proéminentes; la pointe de la langue est amincie et se trouve en repos sur la partie antérieure du plancher buccal; la masse musculaire linguale est réunie à la base de la langue et y forme un bourrelet qui fait face au voile palatin; le tuyau de renforcement est allongé dans son tout et présente la forme d'une cornue dont le col large est incurvé en arrière et en bas, dont le ventre est dirigé en avant et porte sur son fond une tubulure conique tronquée avec ouverture arrondie. Cette tubulure est délimitée par les lèvres projetées en avant et par les incisives; les parois du ventre de la cornue sont formées par les dents et les bords alvéolaires des deux mâchoires, par la partie antérieure et moyenne du dos lingual qui est concave en avant et en haut, et par le palais osseux; le frémissement vocal se perçoit surtout à la cage thoracique.

Les descriptions qui précèdent s'appliquent surtout au cas où l'on s'efforce de prononcer aussi parfaitement que possible chacun des sons, tandis qu'on peut, dans le langage courant, négliger plusieurs des points signalés comme caractéristiques, sans que la netteté du son en souffre; si l'on veut atteindre la beauté parfaite du son, les écarts permis sont moins considérables. Toutefois, il y a lieu de faire observer que le degré d'intensité exigé pour chacun des mouvements qui contribuent à produire le son des voyelles dépend en partie de certains rapports anatomiques individuels; ainsi, les enfants doivent, pour prononcer distinctement le U, projeter les lèvres plus que les hommes ne le font, tandis que ces derniers doivent, pour vocaliser nettement le I, soulever davantage le larynx.

En ce qui concerne l'ensemble des sons des voyelles, il existe une régularité remarquable qui permet de représenter toute leur étendue par une surface triangulaire dont chaque point correspond à un des sons de voyelles qui sont possibles, et dont l'ensemble embrasse toute la variété de sons qui peuvent se produire dans ce domaine. Les angles de ce triangle doivent être occupés par

les sons A, I et U, car toutes les autres voyelles sont produites par des positions buccales intermédiaires entre les positions buccales extrêmes correspondant à ces trois voyelles. Si on part de la position buccale propre à A pour atteindre successivement la position buccale de I, et si on vocalise dans les différents stades intermédiaires, on obtient la série a a^e e^a e i (soit en français a è ai é i). La régularité ne s'applique pas seulement au passage des positions buccales les unes vers les autres, mais aussi à la modification de l'action acoustique; en effet, l'impression acoustique de l'e (ou é) nous paraît manifestement plus analogue à l'i qu'à l'a, et l'impression acoustique de a^e (ou è) plus analogue à celle de a qu'à celle de i.

Après cet exposé, le diagramme suivant, qui représente le système naturel des sons des voyelles, devient facilement intelligible :

a
a^e a^o
e^a a^{oe} o^a
e e^o o^e o
i i^u u^i u

On a prétendu, en se basant sur une observation purement subjective, que la partie essentielle de la masse sonore de U est représentée par le ton fondamental seul ou par sa combinaison exclusive avec le premier ton harmonique supérieur; la masse sonore de A serait constituée alors par la combinaison du ton fondamental avec une série continue de tons harmoniques allant jusqu'à un numéro d'ordre élevé, l'intensité des tons harmoniques diminuant à mesure que leur numéro d'ordre augmente; enfin, la masse sonore de I résulterait de la combinaison du ton fondamental avec un petit nombre de tons harmoniques ayant tous un numéro d'ordre élevé. Cette manière de voir présente quelque chose de séduisant en ce qu'elle permet, même au point de vue physique, d'assigner à A, I et U des positions extrêmes entre lesquelles peuvent s'établir les transitions : O, par exemple, aurait plus de tons harmoniques que U, mais des tons harmoniques d'un numéro d'ordre plus bas, tandis que E posséderait plus de tons harmoniques que I, mais d'un numéro d'ordre plus élevé. L'observation subjective qui sert d'appui à cette opinion repose sur un grand talent à décomposer directement les masses sonores en leurs composants à l'aide d'une ouïe très développée et très musicale. Les recherches qui paraissent corroborer cette opinion par des méthodes objectives ne font pas défaut. Mais d'autres expérimentateurs, se servant d'autres

méthodes objectives, sont arrivés à d'autres résultats, mais qui à leur tour sont en désaccord entre eux.

Comme la transition d'une position buccale extrême à l'autre peut se faire d'une manière continue, il semble, au premier abord, que les stations intermédiaires indiquées et représentées par les signes vocaux ci-dessus sont arbitraires. Afin de motiver ce choix et mettre en évidence les sons indiqués par ces signes, nous allons énumérer, pour chaque signe, des exemples qui représentent le son correspondant. La langue allemande ne pourrait nous fournir tous ces exemples, car, pas plus que n'importe quelle autre langue, elle n'utilise toute la série de sons possibles, mais il suffira de faire des emprunts aux langues généralement connues. L'examen de ces exemples donnera la conviction, d'une part, que les stations intermédiaires choisies suffisent, et, d'autre part, qu'aucune d'elles n'est superflue. Avant de passer à l'énumération de ces exemples, nous devons encore appeler l'attention sur une question particulière qui concerne ce domaine, à savoir, jusqu'à quel point le raccourcissement du son de la voyelle influe sur sa nuance acoustique. On a nié complètement cette influence, mais, d'un autre côté, on l'a peut-être exagérée. Nous croyons faciliter le jugement personnel sur ce point en signalant, pour chaque son, des exemples de voyelles longues et de voyelles brèves.

1. Série A-I.

a long : âme, gâteau, art — Aar, Wahl, Abend — dare, lato — father, rather (pas tout à fait pur);

a bref : dame, battre — Ast, arm, alt — fatto, pranzo — n'existe pas en anglais;

a^e long : e ouvert dans père, crème — Schwäne, wäre — manque en italien — there;

a^e bref : manque en français et en italien — Bänder, Wälder, Fässer — man, fat, lad.

e_a long : paire — manque en allemand et en italien — hair, bare, their;

e^a bref : lettre, mettre — Eltern (par opposition à ältern) — petto diletto — let, get, whet;

e long : e fermé, aimé — ewig, selig, kehren — tremo — wave, name (mais pas hate, voir l'étude des diphtongues);

e bref : s'il existe c'est en italien, par exemple dans les deux dernières syllabes du mot credere;

i long : écrire — mir, ihr, Lied — giro — wheel;

i bref : fritte— Ritt, Hirt, Bild — scritto (dans l'italien le plus pur) — little.

2. Série A-U.

a : voir sous le numéro 1.

a^o long : le å suédois, le aa danois — manque en allemand, en français et en italien — walk, law, all ;

a^o bref : l'homme — Trommel — manque en italien — come ;

o^a long : or, encore — dans le dialecte allemand, par exemple, ich mog nicht — manque en italien — lord, scorn ;

o_a bref : bonne — Horn, Gold — troppo, fossa — not, on (pas pur) ;

o long : oreille, anneau — Mohr, Oper — Roma, Como — gold, bold (mais non stone, bone ; voir parmi les diphtongues) ;

o bref : s'il existe c'est dans le mot italien fosse, en opposition à fossa ;

u long : trou, courage — Muth, Bube — fiume — room, roof ;

u bref : goutte — Gurt, Duldung — brutto — manque en anglais ;

Dans cette série on pourrait encore fixer une pose intermédiaire, entre o et u ; mais le son bref ne s'en présente que dans le mot italien « corso » pour l'o de la première syllabe.

3. Série I-U.

i : voir sous le numéro 1.

i_u long : Physik ; en Prusse orientale : über ;

i_u bref : Myrthe ;

u^i long : tuer — Schüler — manque en italien et en anglais ;

u^i bref : lutter — Würde, Brücke — manque en italien et en anglais.

4. Voyelles moyennes.

a^{oe} long : veuve, sœur — manque en allemand, en italien et en anglais ;

a^{oe} bref : Moerder, Koerper — manque en français, en italien et en anglais ;

e^o long : earl, girl — manque en français, en allemand et en italien ;

o^e long : leur, peur — Loewe, hoeren — manque en italien et en anglais ;

o^e bref : veuillez — koennen — manque en italien et en anglais.

Il existe des voyelles qui sont difficilement articulées d'une manière complète quand elles atteignent un certain degré de brièveté, c'est le cas pour e ; tandis que l'articulation complète s'opère encore d'une manière assez parfaite pour u et a ; mais on n'utilise pas toujours ces possibilités dans le langage courant. Si la brièveté dépasse un certain degré, toute voyelle doit évidemment devenir indistincte ; en effet, si l'on admet même que, avant le début de l'intonation de

la voyelle, l'appareil vocal a pris l'installation voulue, il se passe néanmoins toujours un certain temps avant que les cordes vocales vibrent et avant que la résonnance des tons partiels, appartenant à la masse sonore en question, se fasse dans le rapport adéquat des intensités. Il en est tout autrement quand les voyelles simples, n'ayant pas le caractère de diphtongues, se prolongent au-delà de leur durée habituelle : la limite n'est donnée ici que par la quantité de l'air expiratoire que l'appareil vocal tient à sa disposition, et cette limite n'est atteinte que bien rarement. Généralement on fait un usage moins fréquent de l'allongement de la voyelle que de son abréviation ; toutefois on l'utilise dans quelques cas. Veut-on, par exemple, établir une distinction phonétique nette entre « du sasst (en latin sedebas) » et « du sahst (en latin videbas) », on donne à la lettre a du second mot une plus grande longueur, une longueur du deuxième degré, ainsi qu'on l'appelle. Les longueurs du deuxième degré sont déjà préférées souvent dans le langage habituel pour les mots qui expriment une certaine disposition psychique, tels que : soupir, baiser, etc. ; on fait encore un usage fréquent de l'allongement des voyelles dans la chaire, au barreau, sur la scène. Les lecteurs professionnels du Coran en offrent l'exemple le plus typique, car ils se meuvent continuellement dans les longueurs du deuxième, du troisième ou du quatrième degré.

Dans ce qui précède nous n'avons eu en vue que les sons des voyelles articulées aussi complètement que possible. En ce qui concerne la netteté et la pureté de l'articulation de la voyelle, les différentes langues ne se trouvent pas au même niveau ; l'italien occupe le degré le plus élevé de l'échelle, l'anglais le plus bas degré. L'italien offre également de la prédilection pour les sons vocaux les plus voisins de l'extrémité du système naturel, tandis qu'il est dépourvu des voyelles moyennes, ce qui peut aussi être en rapport avec la tendance à la pureté du son vocal ; à ce point de vue encore, l'anglais constitue l'opposé de la langue italienne. Mais l'anglais va même plus loin ; car il a développé une classe particulière de sons vocaux dont l'imperfection de formation peut être considérée comme caractéristique ; aussi leur étude scientifique est-elle très-difficile ; il y a là des sons brefs qui occupent dans le système des voyelles une position moyenne et pour l'articulation desquels l'organe vocal ne quitte qu'au minimum la position d'équilibre dans l'un ou l'autre sens.

Pour désigner « les voyelles incomplètement articulées », on se sert d'un petit crochet ouvert à gauche et placé sous le signe vocal. Les sons appartenant à cette catégorie sont énumérés dans le tableau suivant avec exemples à l'appui.

o̜ dans not, hot,
u̜ dans could, should,
o^{e}̜ dans done, son, sun,
i̜ dans pin,
a̜ dans cough.

De ces derniers sons on sépare encore la « voyelle indéterminée » (Lepsius). Toutefois, si on examine de près cette dernière, on constate qu'elle se trouve aux endroits où une voyelle est attendue grammaticalement entre deux consonnes, mais où, en fait, les sons des consonnes se suivent de telle manière qu'ils ne sont pas interrompus par un son de voyelles. C'est ce qu'on constate manifestement dans les mots tels que « werden », dont la seconde syllabe présenterait, dans le langage courant, la voyelle indéterminée. Or, lors de la prononciation de d, comme lors de la prononciation de n, le courant expiratoire à travers la bouche se trouve complètement intercepté par la langue et la mâchoire supérieure, et, lors de l'articulation habituelle du mot « werden », aucune modification ne survient dans cette fermeture. Pour qu'une voyelle quelconque, quelque indéterminée qu'elle soit, puisse résonner entre d et n, il faudrait que la pointe de la langue se détachât de la mâchoire.

Afin de pouvoir aborder l'étude des voyelles composées, nous devons commencer par une définition exacte de ce que nous appelons voyelle simple. Or, nous appelons voyelle simple tous les sons vocaux pendant l'articulation desquels une position buccale déterminée, qu'elle soit moyenne ou extrême par rapport au système naturel, se conserve d'une manière continue. Que de tels sons soient représentés dans l'écriture par un signe simple ou par un signe composé, c'est une chose négligeable ; ainsi, les signes doubles ou (français), ae et ue (allemand) représentent des sons identiques avec a et u en ce qui concerne la simplicité. Les sons des voyelles simples peuvent se suivre de telle manière que la voix ne fait que s'interrompre entre chacune d'elles (hiatus); d'où résulte une série de sons des voyelles simples ; tel est le cas, par exemple, dans le mot « fuimus ». Au contraire, si la voix ne s'interrompt pas, lorsque la position buccale d'une voyelle se transforme rapidement en celle de la voyelle voisine, il en résulte un son vocal d'un caractère nouveau et particulier tel qu'il se présente par exemple dans « pfui » et « huileux ». Cette catégorie de sons vocaux, qui peuvent effectivement être opposés aux sons simples comme sons composés, forme les diphtongues. Pour caractériser ces dernières, il est nécessaire de considérer moins le son initial et le son final que la transition de l'un dans l'autre. Les italiens produisent des séries de sons des voyelles sans hiatus qui ne sont

pourtant pas des diphtongues, parce qu'ils accentuent le son initial et le son final et ne passent pas rapidement de l'un à l'autre. Ainsi au dans « paura » se prononce sans hiatus en une série de sons, et non pas en diphtongue comme dans « Maus ».

D'après cette définition des diphtongues, on pourrait croire que la variété des sons possibles est très grande dans ce domaine : le nombre des différentes combinaisons deux par deux des quatorze voyelles simples énumérées dans le système naturel est de $13 \times 14 = 182$. Mais le nombre des combinaisons, auxquelles on peut attribuer le caractère de diphtongues et qui se présentent effectivement comme diphtongues dans le langage, est remarquablement plus petit. Une bonne expression du caractère des diphtongues n'est possible que lors de la transition de la position buccale ouverte à la position buccale fermée, par conséquent de a à i et de a à u. Aussi la catégorie des combinaisons sonores produites en sens inverse est séparée des diphtongues pour former les demi-diphtongues. Parmi les diphtongues proprement dites, les plus pures sont celles « avec grande tension », c'est-à-dire celles dont les sons qui se combinent sont très éloignés l'un de l'autre dans le système ; tels sont ai, a^{e}i et au, les seules diphtongues qui existent déjà dans le sanscrit.

1. Diphtongues avec grande tension.

ai : Kaiser ;
a^{e}i : heiser — life ;
au : kaum — cow.

2. Diphtongues avec petite tension.

e^{a}i : Rheinland (en dialecte) ;
$\bar{e}$i : avec son initial allongé et son final bref dans day, name, hate, et dans certains mots anglais où l'on employait jadis l'e pur ;
a^{o}u : tau (bas allemand) ;
a^{e}u^i : Häuser ;
oi^u : Neun — oil, coil ;
$\bar{o}$u : avec son initial allongé et son final bref dans bone, stone, et dans les mots anglais où existait jadis le o pur ;
o$\bar{u}$: avec son final prolongé dans hout (néerlandais).

3. Demi-diphtongues.

oa : roi ;
ua : water (avec son final long) ;
io : yonder (avec nuance de consonne dans le son initial) ;
ui : pfui.

Le français, qui évite l'hiatus, présente une liaison voisine de la diphtongue entre la voyelle finale d'un mot et la voyelle initiale du mot suivant :

armée ennemie, journée admirable, vie utile.

Une liaison en forme de diphtongue se présente parfois, quoique rarement, entre plus de deux voyelles ; ainsi le Westphalien prononce dans ja, au lieu de la voyelle a, une tétraphtongue : jeoau.

Au début de cette étude nous avons dit que l'articulation parfaite des voyelles exige, comme condition indispensable, que la cavité pharyngienne soit fermée du côté de la cavité nasale. Si cette fermeture ne s'établit pas, la masse sonore de la voyelle se modifie dans son timbre, elle devient « nasillarde ». Quand on nasille, le courant aérien expiratoire passe d'ordinaire par la bouche et par le nez ; toutefois on peut nasiller une voyelle d'une manière prolongée, même quand les narines sont fermées. On ne nasille point en allemand, en anglais, en italien et en espagnol ; aussi l'Allemand, par exemple, apprend difficilement à nasiller, et il transforme volontiers le son nasal a en ang, ce qu'il peut d'ailleurs éviter quand on lui dit de nasiller d'une manière continue une voyelle pendant qu'il tient le nez fermé ; il nasille alors d'une manière correcte. Même dans les langues qui utilisent le son nasal, il n'est qu'un petit nombre de voyelles simples et aucune diphtongue qui soient nasillées. Pour indiquer le son nasal, nous plaçons sous le signe de la voyelle un petit crochet ouvert à droite.

Voyelles nasillées.

ą : an, en, dans, vent } enfin ;
$ę^{a}$ ou $ą^{e}$: vin }
$ą^{oe}$: l'un ;
ǫ : on, mon.
En portugais i et u.

Le son nasillé provient de la série sonore allant d'une voyelle à une demi-voyelle ; c'est ce que démontre l'exemple suivant : sanscrit, dąstra avec la forme primitive danstra, correspondant à dens et à ὀδόντος.

Les voyelles nasales constituent ainsi la transition vers une catégorie de sons qui, pas plus que celles-là, ne sont compliqués par des bruits, quoiqu'on ait l'habitude de les compter parmi les consonnes. Ce sont les rhinophones m, n et ng, qui sont appelées encore demi-voyelles à cause de leur position intermédiaire. Lors de leur prononciation, la voie est fermée au courant d'air expiratoire du côté de la bouche, celle par le nez reste seule ouverte. En

dehors de la voix basse, elles ne sont jamais articulées qu'avec voix, c'est-à-dire avec vibration de la glotte. C'est ce qui a lieu aussi pour les sons tremblotants qui se caractérisent par un bruit spécial et qui sont représentés par les sons de l'r. La plupart des autres sons du langage parlé sont caractérisés par des bruits déterminés, mais présentent diverses nuances selon que le bruit est accompagné ou non d'un son glottique, et d'après ces nuances ils sont représentés dans le langage écrit par des signes particuliers. Seuls les bruits engendrés dans la glotte même, et dont le prototype est h, ne peuvent jamais être accompagnés de voix.

Les considérations qui précèdent pourraient servir de base à une classification naturelle des consonnes, mais cette classification manquerait de simplicité. Aussi nous y renonçons, et, suivant la tradition, nous classons les consonnes dans un tableau dont le schéma est donné en ce que l'une des entrées est régie par les régions d'articulation et l'autre par les diverses espèces de bruits. Les subdivisions à établir sont intercalées aux endroits correspondants. Toutefois ce tableau exige encore une explication plus détaillée, parce que, pour la plupart des régions d'articulation, il faut encore distinguer des positions spéciales d'articulation, et parce que le tableau ci-dessous suscite maintes remarques qui n'y peuvent trouver place.

SYSTÈME DES CONSONNES.

Régions d'articulation.	Son glottique.	Bruits de frôlement par souffle expiratoire.			Sons de fermeture	Sons tremblotants	Rhinophones.
		médian	latéral.	général			
I. Lèvre inférieure avec lèvre supérieure ou incisives supérieures	sans	F	—	—	P	—	—
	avec	W	—	—	B	R labial	M
II. Pointe de la langue avec incisives ou bord alvéolaire.	sans	S dans heiss Th dans thick	(L)	Sch dans Schaum	T	—	—
	avec	S dans sausen Th dans those	L	J dans jamais	D	R lingual	N
III. Dos de la langue avec palais.	sans	CH dans zechen, lachen	—	—	K	—	—
	avec	J dans ja	—	—	G	R uvulaire	Ng
IV. Larynx	sans	H	—	—	Hamze en arabe	—	—
	avec	—	—	—	—	R guttural	—

La nature des bruits de frôlement se conçoit aisément : ils naissent dans le cas où le courant d'air expiratoire est chassé avec quelque énergie à travers un passage rétréci ; il va de soi qu'on peut à volonté les accompagner ou non d'un son glottique (à l'exception de h). Dans chacune des régions d'articulation, il est possible encore de distinguer différentes positions d'où résulte le rétrécissement nécessaire à la production du bruit. Dans la première région d'articulation, le rétrécissement peut s'établir entre la lèvre inférieure et les incisives supérieures (consonnes labiodentales) ou entre les deux lèvres projetées (consonnes bilabiales).

f^1 (labiodental) Fall, Vater, Vetter, fetter — feu, faire — Firenze — for, five.

f^2 (bilabial) = φ, συμφέρω, ἐμφαίνω. (Priscien : Non tam fixis labris pronuntianda est f quomodo φ.)

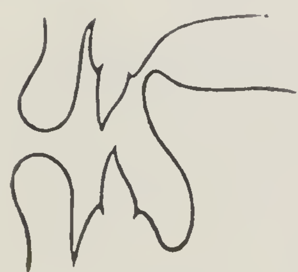
w^1 Wunder.

w^2 wool, wood — Quelle — wij, willen (flamand).

Entre f^1 et w^1 : vin, vérité — vanity, cough — vezel (hollandais).

Dans les bruits de frôlement de la deuxième région d'articulation, on distingue les souffles expiratoires moyen, latéral et général ; leur signification devient manifeste quand on porte l'attention sur le mouvement exécuté par la langue pendant qu'on prononce, d'abord s, puis l, et enfin sch (ch français). Pendant la prononciation de s, les bords latéraux de la langue sont en contact avec les molaires supérieures et l'air ne s'échappe qu'au-dessus de la pointe de la langue ; si on prononce ensuite l, la pointe de la langue établit la fermeture, et les bords latéraux de la langue s'écartent pour donner passage à l'air. Sch peut être prononcé — et l'est sans doute le plus souvent — dans une position où le bord lingual dans toute son étendue est libre et où la langue est frôlée de tous les côtés par le courant aérien. Le son de s peut être articulé de trois manières différentes, d'après l'endroit où se forme le rétrécissement et d'après la manière dont ce dernier est établi. Le premier endroit est situé au bord alvéolaire, au-dessus des incisives inférieures ; le rétrécissement peut s'établir à ce niveau, ou bien parce que la pointe de la langue s'appuie contre les incisives inférieures et que le dos de la pointe de la langue se rapproche notablement du bord alvéolaire de la mâchoire supérieure (linguodental), ou bien parce que la pointe de la langue se soulève et que l'air se trouve chassé entre le bord de la pointe de la langue et le bord alvéolaire de la mâchoire supérieure (alvéolaire). La première émission est la plus fréquente, mais la seconde se présente aussi, par exemple, dans la succession phonétique de

ts = z. L's émis dans ce premier domaine d'articulation, soit dans l'une, soit dans l'autre position, ne présente pas de différence acoustique. Mais celle-ci survient d'une manière très remarquable quand cette lettre est prononcée dans le deuxième endroit d'articulation; celui-ci est compris entre le dos de la pointe de la langue et les incisives supérieures. Le rétrécissement se forme ici en ce que la mâchoire inférieure glisse quelque peu en arrière et que la pointe linguale, placée sur les incisives inférieures, s'avance jusqu'à toucher légèrement la lèvre inférieure : c'est le mode de formation dit interdental du th anglais qui, lorsqu'il est muet, correspond au θ grec, et au δ grec lorsqu'il résonne. Dans aucune langue il ne s'est développé un signe distinct pour l's linguodental, selon qu'il est muet ou sonore; désignons l's muet par la lettre majuscule S, l's sonore par la lettre minuscule s.



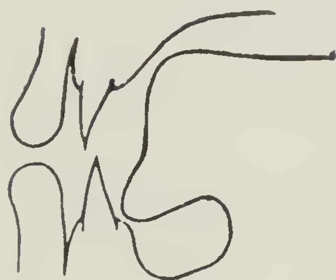
Alvéolaire.

S : das, Last, heiss — sou, c'est ça — rosso, cosi — house;

s : sausen — hasard, raison — paese, sguardo — gazing, reason — σβέννυμι;

θ : thing — le z espagnol avant a, o, u; c avant e, i;

δ : that.



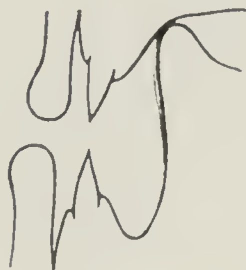
Linguodental.

L'émission interdentale de l's ne se présente pas dans le haut allemand, le bas allemand et l'italien; mais l'islandais semble la présenter. Ce mode d'émission n'est généralement pas exécuté facilement, ce qui ressort du fait que δ se transforme fréquemment dans l'anglais en ds ou en d, et θ en ff (Dickens écrit souvent nuffing au lieu de nothing). On remarquera en outre : θήρ, éolien : φήρ, en latin : fera; θύρα — fores; θυμός — fumus; en russe : Feodor provenant de Théodore, Marfa provenant de Martha, Afanasia provenant de Athanasia.



Interdental.

Lors de l'émission des sons de l, la pointe de la langue établit la fermeture là où existe, lors des sons de s, le rétrécissement, tandis que les bords latéraux de la langue deviennent libres. Le mode de formation linguodental, alvéolaire et interdental se représente ici; mais il y a, en outre, le mode cacuminal, où la pointe de la langue est appliquée sur le palais lui-même au-dessus du bord alvéolaire. L'émission muette de l est rare, mais elle



Cacuminal.

existe, par exemple, dans le mot Lloyd, emprunté au dialecte gallois.

l^1 (alvéolaire) est l'l habituel des allemands et des français.

l^2 (linguodental) est rare avec l simple; mais son mode de formation est facilité par le mouiller de l'l dont nous parlerons plus loin à propos des consonnes composées.

l^3 (interdental) dans Lisplern (et dans le sanscrit ?).

l^4 (cacuminal) un l des Védas, traduit par Bopp en lra; d'après quelques auteurs aussi l'l des polonais; en norwégien dans $\overline{o}l^4a^0$, nom propre prononcé Olaf en danois. En anglais : will, well, bell. En italien l'l est prononcé fréquemment d'une façon intermédiaire entre l^1 et l^4. C'est en outre le mode le plus approprié pour l'émission muette de l dans Lloyd.

Les sons sch (allemand) ou ch (français) constituent des consonnes simples, quoiqu'une autorité compétente ait prétendu le contraire, et quoique, fait remarquable, très peu de langues (sanscrit, sémitique, vieux slave, russe) aient développé ou conservé un signe simple et particulier pour cette émission phonétique pourtant si répandue. Celle-ci est rarement sonore, et dans ce cas elle est représentée par une lettre unique qui ne lui est pas propre. Sch n'est ni une série de sons, ni une consonne composée dans le sens que, lors de sa formation, existeraient les conditions nécessaires pour l'émission simultanée de deux consonnes différentes. La difficulté principale de son interprétation exacte consiste, sans doute, en ce que sch peut être émis de différentes manières. Ainsi on l'obtient, par exemple, lorsqu'on a produit un l^4 muet (cacuminal) et qu'en suite on soulève un peu plus la mâchoire inférieure, en même temps qu'on projette les lèvres; mais le bruit devient plus plein lorsque la pointe de la langue appliquée au palais pour le l^4, s'en détache, de sorte que la langue proémine dans la cavité buccale comme un cône libre en tout sens excepté à sa base, et qu'elle peut ainsi être frôlée de tous les côtés par le souffle expiratoire. On peut aussi mouvoir alors la langue à diverses reprises sans que le sch soit interrompu, quoique alors sa nuance se modifie légèrement. L'influence exercée par la position de la langue, librement frôlée par le souffle, sur la nuance de sch, devient surtout manifeste lorsqu'on avance ou recule simplement la langue conformée en cône. Le sch est un bruit dont non seulement la netteté, mais aussi la hauteur, peut être modifiée manifestement : lorsque le cône lingual est court, sch est émis doux et bas; si ce cône est long, sch devient aigu et élevé. On nuance ainsi surtout sch lorsqu'il vient après d ou t. Plus le cône lingual est court, plus les lèvres doivent contribuer à l'émission phonétique, c'est-à-dire, plus elles doivent être projetées en avant. D'après la longueur du cône lingual, nous choisissons l'indice 1 pour le cône

court et 2 pour le cône long ; pour désigner le son lui-même nous choisissons $\overset{\circ}{s}$ lorsqu'il est muet et $\overset{\circ}{y}$ lorsqu'il est émis avec voix.

$\overset{\circ}{s}^1$: Schaar — charme — océan — sz polonais — s bohémien ;

$\overset{\circ}{s}^2$: manque en allemand — français? — ruscello ; scimia, sciolto — precious, passion, conscience, patience — le hongrois Pest = Pescht — le suédois skön = schön, Nordenskiöld = Nurdenschiöld.

$\overset{\circ}{y}$: manque en allemand — génie, jamais — en italien seulement dans l'émission phonétique qui suit d — pleasure, mansion, pretension ;

$t\overset{\circ}{s}^1$: church ;

$t\overset{\circ}{s}^2$: ciceri. Ce son effrayant n'est, de fait, rien d'autre qu'une succession rapide du t linguodental et du sch, prononcés très rapidement avec un cône lingual long, avec un mouvement lingual aussi minime que possible entre t et sch, et sans participation des lèvres ;

$d\overset{\circ}{y}^1$: joy ;

$d\overset{\circ}{y}^2$: gibbo.

Lors des bruits de frôlement de la troisième région d'articulation, le rétrécissement s'établit entre le dos de la langue et le palais osseux ; selon qu'il a lieu plus ou moins en avant ou en arrière, nous employons les indices 1, 2, 3. les phonations muettes sont désignées par χ, celles avec voix par y. Le français, l'italien et l'anglais ne possèdent ni χ ni y.

χ^1 : recht, richtig. Au début de l'émission il n'existe en allemand que dans certains dialectes pour morgen et pour la syllabe diminutive chen ; mais bien en grec, par exemple dans χείρ ;

χ^2 : Bach, Woche, Wucher — loch des Ecossais. Les Anglais le possédaient du temps de Shakespeare ;

χ^3 : Le ich, Milch, etc., des Suisses — χαρά, χορός — en arabe.

La voyelle qui précède exerce une influence manifeste sur l'endroit de formation du χ ; après e, i, ei, il se développe en avant ; après a, o, u, plus en arrière. Le ich suisse fait apparemment exception, mais un a très court est prononcé ici après l'i. Des exemples remarquables et faciles à expliquer sont : Aachen — aber Mamachen, rauchen — aber Frauchen, Kuchen (placenta) — aber Kuhchen (vaccula).

y^1 : Jot, Jammer — γῆ, γέφυρα, γυναῖκα, γλύφω ;

y^2 : dans le bas allemand : sagen ;

y^3 : γάμος, γρώμη, γράφω.

Entre χ et y¹ : nature, moisture, young; la liaison phonétique entre les deux mots « journée admirable » appartient peut-être aussi à ce groupe.

Les consonnes de la quatrième région d'articulation se laissent le mieux étudier simultanément.

Les sons occlusifs embrassent les consonnes appelées dans la grammaire *tenues* et *mediae*. Selon que l'une de ces consonnes est employée à la fin, au début de l'émission ou entre deux voyelles, le bruit caractéristique survient lors de la fermeture ou lors de l'ouverture du rétrécissement établi pour le souffle expiratoire, ou bien lors de la fermeture et de l'ouverture. Ces deuxième et troisième cas font désigner encore ces consonnes du nom d'explosives. Lors de la prononciation des *tenues*, la fermeture et l'ouverture se produisent subitement, et l'ouverture se fait effectivement d'une manière explosive. Avant que la bouche fermée s'ouvre, la pression dans le thorax en deçà de la glotte fermée se trouve augmentée considérablement, puis la glotte s'ouvre instantanément, et le courant expiratoire intense fait éclater la fermeture buccale. Lors de la prononciation des *mediae*, la fermeture et l'ouverture s'effectuent progressivement, la glotte reste ouverte, la fermeture buccale n'éclate pas, mais est levée par une action musculaire finement graduée. Comme la glotte est complètement fermée lors de l'émission des *tenues*, ces consonnes ne peuvent être accompagnées d'aucune sonorité provenant du larynx, elles doivent être prononcées d'une manière muette. Les *mediae*, par contre, peuvent s'accompagner de voix et le sont généralement, quoique la *media* muette se distingue nettement de la *tenuis* par une plus grande douceur du bruit. Au premier abord il pourrait paraître contradictoire qu'une sonorité glottique soit produite pendant la fermeture buccale, car, pour que les cordes vocales vibrent, il faut un courant aérien expiratoire. Mais une petite quantité d'air peut franchir la glotte, même quand la bouche est fermée, à savoir, autant d'air que l'espace compris entre la glotte et la fermeture buccale peut en contenir, en tenant compte de l'accroissement que communique à la bouche le gonflement de ses parois molles. Aussi le son glottique qui accompagne les *mediae* est-il encore appelé son soufflant.

La *tenuis* de la première région d'articulation est p et la *media* b. Chacune de ces consonnes n'est émise que d'une seule manière, la fermeture buccale étant déterminée par les lèvres.

La seconde région d'articulation comprend la *tenuis* t et la *media* d, la fermeture buccale est établie par la pointe de la langue; celle-ci peut la produire d'après les quatre procédés différents indiqués pour l. Le t est le plus

souvent alvéolaire, linguodental dans les successions phonétiques comme st et sp, interdental dans Lisplern, cacuminal parfois dans le sanscrit. La *media* d, lorsqu'elle est finale, se transforme facilement en *tenuis ;* il en est de même des autres *mediae ;* toutefois il y a lieu de faire observer que les Anglais distinguent nettement entre bad et bat.

Lors de l'émission de la *tenuis* k et de la *media* g, qui appartiennent à la troisième région de l'articulation, la fermeture s'établit entre le dos de la langue et le palais, et cela, de la même manière que pour former le rétrécissement correspondant à ch et à j, à des endroits situés plus ou moins en avant ou en arrière :

k^1 : chiesa, Kegel	g^1 : ghirlanda, geben
k^2 : corso, Kugel	g^2 : Gurt
k^3 : en arabe	g^3 : en arabe.

Les sons chevrotants ou tremblotants naissent quand la fermeture buccale tremble tandis que la production vocale laryngée se continue. La fermeture alternante qui se produit pendant la voix chevrotante se succède assez rapidement pour donner naissance à un bruit caractéristique, mais trop lentement pour engendrer un ton, même le plus bas. La fermeture chevrotante peut se former dans toute région d'articulation. L'r labial n'est pas seulement employé fréquemment dans le cris d'arrêt du cocher allemand Brr ! ; il se rencontre aussi dans le langage parlé, mais exclusivement chez les sauvages. Une île près de la Nouvelle-Guinée s'appelle Ambrim ; mais le br de ce mot ne forme pas une succession phonétique, car les indigènes l'émettent avec fermeture labiale chevrotante.

L'r lingual serait l'r proprement dit des Allemands ; il est prononcé le plus facilement dans la position cacuminale de la pointe de la langue. Phonétiquement l'r uvulaire est le plus parfait, et se nomme l'r français.

Le mode de formation des rhinophones est caractérisé en ce que le souffle expiratoire s'échappe exclusivement par le nez, l'émission vocale glottique s'opérant d'une manière continue et la fermeture buccale étant établie d'une manière variable. Dans la première région d'articulation, la fermeture buccale ne se fait que d'une seule manière, c'est-à-dire par compression des lèvres : c'est m qui résonne alors. Pour la deuxième région d'articulation, la fermeture est généralement alvéolaire pour produire n ; toutefois l'n mouillé, tout comme l'l mouillé, est émis plus facilement avec une fermeture linguodentale. La rhinophone de la troisième région d'articulation ne possède pas de signe simple propre (excepté en sanscrit). La fermeture s'établit également ici entre

le dos de la langue et le palais, soit plus en avant, soit plus en arrière, plus en avant après e et i, plus en arrière après a, o, u.

Engel, Enkel, Dinge, Winkel;
Wange, Anker, Onkel, Schwange, Trunk, long;
ἄγγελος, ἄγκορα.

Afin de comprendre les phénomènes phonétiques de la quatrième région d'articulation, on doit distinguer plusieurs états de la glotte : premièrement, la glotte est ouverte au point que l'expiration se fait d'une manière imperceptible; secondement, elle est fermée au point qu'elle résiste à un léger excès de la pression aérienne thoracique, mais que sa fermeture peut éclater avec production de sons devant une augmentation subite de la pression expiratoire (Hamze des Arabes); troisièmement, elle est rétrécie seulement au point que les cordes vocales ne résonnent plus, mais déterminent un bruit de frottement (h); quatrièmement, enfin, le degré de fermeture et la tension des cordes vocales peuvent établir les conditions de production pour le son qui constitue la base de la voyelle. D'après la manière dont ce dernier état de la glotte s'est établi, l'intonation de la voyelle présente à son tour une différence. La voyelle résonne sans bruit, mais d'une manière subite et dure, lorsque la glotte, d'abord fermée solidement, n'éclate pas sous l'influence du courant expiratoire, mais est ouverte subitement par l'action des muscles laryngés internes, comme aussi quand la glotte commence à vibrer immédiatement dans toute sa plénitude pour l'émission de la voyelle; c'est ainsi que la voyelle est émise après l'hiatus. La seconde manière d'émettre la voyelle, l'émission douce, se présente quand la fermeture glottique disparaît progressivement, et aussi quand la glotte s'installe progressivement dans la position exacte pour la genèse de la voyelle; c'est ainsi que la voyelle est émise dans l'intonation par les peuples qui évitent l'hiatus. Le *spiritus lenis* indique que la voyelle initiale doit être prononcée de la manière douce. Enfin, la glotte peut être mise en vibration d'une manière intermittente, et il en résulte une sorte de son chevrotant.

Bruits de frôlement du larynx.

1. *Spiritus asper*, h : Haus — house — harpe — manque en italien — he des Arabes.
2. Hha des Arabes, pendant laquelle, outre la glotte, l'ouverture laryngée supérieure est rétrécie et le souffle expiratoire renforcé.

Sons occlusifs du larynx.

1. Hamze des Arabes, un véritable bruit explosif comme dans la toux *(tenuis)*.
2. Hiatus : See — adler — no ordre — sara a casa — manque en français. Existe encore en allemand dans l'intonation qui suit les consonnes, se manifeste surtout dans l'intérêt de certaines différenciations phonétiques, par exemple, mein Eid, par opposition à Meineid (*media* muette).
3. *Spiritus lenis*, Aleph des Sémites, h non aspiré (homme, ordre), h adouçi des Anglais (hour, our). Est préféré par les Italiens, négligé ou évité par les Allemands (*media* sonore).

Sons chevrotants du larynx.

1. Avec ton bas : r doux des Anglais, girl, bird — dans le dialecte bas allemand : ōrt, wūrt, dǖrt.
2. Avec ton plus élevé : Le Ain des Arabes.

Nous entendons, par consonnes composées, celles pour l'émission desquelles existent simultanément les conditions nécessaires à la production de deux bruits phonétiques; le nombre des consonnes qui peuvent être combinées de cette manière est très limité. Leur nature se manifeste le plus clairement dans l'r bohémien de dri et patr. En effet, on peut simultanément faire résonner un r uvulaire et utiliser le souffle intermittent ainsi produit à déterminer le bruit de frottement dans la seconde région d'articulation avec écoulement équilatéral; c'est ce qui a lieu avec voix dans dri, et sans voix dans patr. Ce dernier modèle est, du reste, un des cas rares où l'r est muet.

Les consonnes mouillées des langues latines présentent des rapports analogues à ceux de l'r des Tchèques. On mouille l'l et l'n, ce qui ne consiste pas à produire la série phonétique lj ou nj, mais bien à établir les conditions nécessaires pour la production simultanée et prolongée de l'l et du j, ou de l'n et du j. Evidemment on ne peut prétendre qu'un j tout pur soit émis simultanément avec un l ou avec un n tout pur; la condition pour l'émission de chacune de ces consonnes a subi plutôt une certaine modification. Lors de l'émission de l'l, il n'existerait qu'un souffle latéral, mais l'émission du j serait ainsi empêchée; car, lors du j, le souffle expiratoire doit passer par un détroit médian formé par le dos de la langue et le palais osseux. On produit l'l mouillé quand on prononce le j dans une position où les bords de la langue sont légèrement

écartés latéralement, par conséquent avec une certaine résonnance de l. La même considération s'applique à l'n mouillé ; à la rigueur on ne peut articuler simultanément n et j ; car lors de l'émission du j le courant expiratoire se ferait exclusivement par la bouche, pour n exclusivement par le nez. Mais l'n mouillé est au j ordinaire absolument comme une voyelle nasillée à la voyelle parfaitement articulée, et on pourrait parfaitement considérer l'n mouillé comme un j nasillé. Les consonnes mouillées se prononcent avec voix.

n : champagne — manque en allemand, en italien et en anglais — n espagnol et nh portugais ;
l : famille — gli, famigli — manque en allemand et en anglais — llama (flamma), llanos en espagnol.

Toutes les consonnes prononcées avec voix, ainsi que les bruits de frôlement sans voix, peuvent, tout comme les voyelles, être allongées à volonté ; c'est ce qui arrive même pour les occlusives, au moins pour les douces ; toutefois une question toute particulière surgit ici. Le double p du mot Pappel est un p renforcé et allongé ; le bruit occlusif et explosif est plus intense que dans le p de Papier (allemand) ; en outre, il se passe plus de temps entre la fermeture et l'ouverture. Quoiqu'on n'entende absolument rien pendant la durée de la fermeture buccale, l'allongement de cette durée produit cependant l'effet de nous laisser apparaître cette consonne comme renforcée. On peut supposer qu'un rôle important est joué ici par la représentation suscitée chez l'auditeur concernant l'effort qu'il déploierait lui-même lors d'une pareille émission phonétique.

La théorie qui considère les sons phonétiques comme dus exclusivement au courant expiratoire, telle que nous l'avons développée jusqu'ici, s'applique à toutes les langues des peuples civilisés ; une exception très intéressante est présentée par le langage des Zoulous dont les sons de claquement sont engendrés pendant l'inspiration ; en effet, les Zoulous produisent dans chaque région d'articulation un ou plusieurs sons de claquement. De même que dans le chant des oiseaux, les sons inspiratoires jouent un rôle considérable dans le chant des habitants des Alpes ; les « Juchzer », exclamation des Tyroliens, sont produits pour la plus grande part durant l'inspiration. L'âne produit la première syllabe de son « I-A » pendant l'inspiration, la seconde pendant l'expiration ; enfin, le grognement et les cris du porc sont surtout inspiratoires.

DEUXIÈME PARTIE.

Physiologie des fonctions végétatives.

CHAPITRE VII.

SANG, LYMPHE ET CIRCULATION.

Lorsque les muscles assujettissent le monde extérieur au service de l'organisme, ils exécutent du travail. Afin de pouvoir consommer l'énergie qui est nécessaire pour produire cet effet, ils ont besoin, d'une part, de renouveler leur substance et, d'autre part, de se débarrasser des produits ultimes résultant des processus chimiques qui s'accomplissent en eux. Le sang en circulation et la lymphe pourvoient à ce besoin. Le système nerveux et les organes des sens transforment, il est vrai, une quantité d'énergie qui est incomparablement plus petite que celle utilisée par les muscles; toutefois, comme les processus chimiques dont ils sont le siège sont de nature bien plus délicate, il faut, malgré la petite quantité de travail produit, que l'apport et l'export de substances, opérés par le sang et la lymphe, s'achèvent en eux d'une manière plus continue et plus parfaite que dans les muscles.

Le sang est un tissu, qui constitue environ la treizième partie du poids total du corps et dont la substance intercellulaire est à l'état liquide; cette dernière propriété confère au sang la faculté de circuler dans le corps et d'entretenir ainsi l'échange nutritif entre les surfaces du corps et les éléments actifs des organes profonds. Comme surfaces il faut considérer ici, non seulement le revêtement cutané, mais encore la muqueuse des appareils, dont l'arrangement primaire était superficiel, et qui, à la période embryonnaire, ont pénétré dans la profondeur de l'organisme. Sur certaines de ces surfaces invaginées, le sang puise

les substances qui sont nécessaires aux éléments tissulaires en fonction pour entretenir le travail vital; ainsi, il absorbe dans le tractus intestinal les produits digérés des substances alimentaires, et dans les poumons l'oxygène de l'air. A d'autres surfaces invaginées, le sang cède les substances, qui, si elles étaient retenues, obstrueraient la grille du foyer de la vie; ainsi, il élimine par les reins, les glandes sudoripares et le foie, certains produits liquides ou dissous de la désassimilation; ainsi, il se débarrasse dans les poumons de l'acide carbonique et d'eau. Il faut toutefois faire observer ici que le sang n'est nulle part directement en contact avec les éléments tissulaires qui résorbent, qui fonctionnent et qui sécrètent, mais qu'il en est toujours séparé par une couche de liquide lymphatique.

En outre, le sang en circulation transporte rapidement vers les surfaces externes la chaleur qui a été produite dans la profondeur; de la sorte il entretient l'économie calorifique de l'organisme.

Le sang, dans son trajet, change continuellement de composition et de propriétés; en sortant de chaque organe, il est modifié; la différence la plus saillante est celle qui existe entre le sang avant son entrée dans les poumons, où il est veineux, et le sang à la sortie de ces organes, où il est devenu artériel.

Si nous considérons d'abord les propriétés les plus appréciables du sang, il faut signaler qu'il constitue un liquide rouge, opaque alors même qu'il est en couche mince, possédant un goût légèrement sucré et salé, exhalant une odeur spéciale. Le rouge du sang artériel est écarlate; le sang veineux est rouge seulement à la lumière réfléchie, et alors d'un rouge bleu foncé; au contraire, à la lumière transparente, il est vert; il est donc dichroïque. Une propriété remarquable et très importante du sang, c'est la faculté qu'il possède de se coaguler, après sa sortie des vaisseaux naturels, en une masse gélatineuse qui ne coule plus. Si le sang ne possédait pas la propriété de la coagulation, les animaux pourvus d'un appareil circulatoire auraient depuis longtemps succombé dans la lutte pour la vie, ou bien ils n'auraient pu se développer dans le principe.

La réaction chimique du sang est considérée comme alcaline, et, de fait, un papier à réactif sensible, trempé dans le sang, bleuit à la limite de la partie colorée par le sang. Le poids spécifique du sang est en moyenne 1,055.

Le sang se compose d'éléments organisés, les corpuscules sanguins, et d'une substance intercellulaire liquide, le plasma sanguin. Non seulement l'embryologie nous autorise à considérer le sang comme un tissu, mais cette manière de voir est encore justifiée par le fait que les éléments organisés du sang sont des cellules ou des descendants cellulaires qui, leur vie durant, présentent un

échange continuel avec le plasma. On distingue les corpuscules sanguins en corpuscules rouges et corpuscules blancs.

Les *corpuscules* ou *globules rouges* de l'homme sont des disques circulaires, sans noyau, présentant sur leur deux faces un enfoncement en godet. Chez les autres mammifères ils ont également la même forme ; ceux des espèces Camelus et Lama sont seuls elliptiques. Les corpuscules des oiseaux, des amphibiens et de la plupart des poissons présentent également cette dernière forme ; toutefois le petromyzon possède des corpuscules sanguins en forme de disque circulaire. Les corpuscules rouges des oiseaux, des amphibiens et des poissons renferment dans leur centre un noyau cellulaire.

Le disque sanguin isolé apparaît sous le microscope avec une couleur jaunâtre ou verdâtre. Si on installe le microscope pour le plan qui limite le bord supérieur du disque, alors la zone périphérique apparaît plus claire et le milieu plus obscur, ce qui a pu créer l'illusion de la présence d'un noyau ; mais il ne s'agit ici que d'un phénomène déterminé par la réfraction de la lumière au niveau des surfaces courbes, ce qui se reconnaît si on installe le microscope pour la surface centrale du disque : alors le bord apparaît plus obscur et le centre plus clair. Différents disques superposés présentent une coloration rouge. Cette dernière coloration existe également lorsque les disques sont vus de profil sous le microscope. On a souvent l'occasion de faire cette dernière observation, parce que les disques sanguins ont la tendance, encore inexpliquée, de se disposer, après leur sortie de l'organisme, sous une forme analogue à celle d'une pile de pièces de monnaie.

Les disques sanguins rouges se déforment considérablement sous l'influence de forces relativement petites ; mais ils reprennent complètement leur forme primitive, si ces forces cessent d'agir ; leur substance est donc très extensible, mais aussi d'une élasticité parfaite. Sous l'influence de la chaleur, du courant électrique et de changements dans la concentration du plasma, ils présentent diverses modifications de forme qu'on peut faire rétrograder si la modification a été provoquée prudemment. En somme, il s'agit ici de gonflements faisant disparaître les enfoncements en godet, et de rétractions d'où résulte la forme dite en mûre ou en pomme-épineuse. Les modifications de forme, présentées par les disques sous l'influence d'une élévation de la température, ont à un certain moment quelque analogie avec les mouvements amiboïdes ; mais ces modifications ne surviennent que sous une température notablement supérieure à celle du corps ; elles s'accompagnent parfois d'un étranglement des prolongements émis et conduisent ainsi à une destruction définitive des disques. On ne peut donc attribuer aux disques rouges une motilité propre.

La grandeur des disques sanguins semble, chez différentes espèces animales, avoir quelque rapport avec le besoin de respiration ; si la même quantité de substance de disques est répartie sur des disques à grand diamètre, la surface totale qui en résulte sera plus petite ; cette disposition se rencontre chez les animaux qui ont un besoin minime de respiration, tel, par exemple, le proteus anguineus dont les disques elliptiques mesurent en longueur 58 μ et 35 μ en largeur ; chacun de ces disques peut être perçu à l'œil nu. Les disques sanguins de la grenouille mesurent 22 sur 15 μ ; les plus petits disques, ayant un diamètre de 2,5 μ, appartiennent au chevrotain.

Chez l'homme le disque mesure, au niveau de son plus grand diamètre, environ 8 μ ; la plus grande épaisseur du disque est de 2 μ ; mais ces dimensions oscillent d'une manière assez notable chez les différentes personnes, et même chez le même individu.

Les données qui concernent le nombre des globules rouges du sang se rapportent au millimètre cube ; la numération se fait sur une gouttelette, obtenue par une piqûre d'épingle, et suffisamment diluée. Un tube capillaire en verre, exactement calibré sur toute sa longueur et se terminant par un renflement, est d'abord rempli, jusqu'à un trait déterminé, par une partie de la gouttelette de sang frais n'ayant pas encore subi d'évaporation ; puis on aspire une quantité beaucoup plus grande, mais exactement déterminée aussi (le centuple), d'un liquide de dilution. Ce liquide doit avoir la propriété de ne pas dissoudre les globules rouges, mais plutôt de les faire rétracter légèrement pour qu'ils se déposent rapidement sur le porte-objet. Après que le mélange s'est effectué d'une manière complète dans le renflement du tube, qui renferme à cet effet un morceau de verre mobile, on dépose sur un porte-objet d'une construction spéciale, une goutte du mélange. Le porte-objet présente un enfoncement entouré d'une sorte d'auge; le fond central circulaire de l'enfoncement est exactement parallèle à la surface du porte-objet, en même temps qu'il en est éloigné d'une distance strictement déterminée. Sur ce fond est gravée une division quadrillée ; au-dessus de chaque surface carrée, dont la longueur de côté est exactement connue, se trouve donc, après qu'on a déposé le couvre-objet, une quantité déterminée du mélange; on installe alors le microscope pour le fond de cette loge et on compte les globules rouges qui se trouvent dans chacune des surfaces carrées. On comprend que le calcul qui reposerait sur la numération d'un seul ou d'un petit nombre de carrés, conduirait à des erreurs grossières. L'exactitude du résultat s'accroît avec le nombre des carrés où se pratique la numération. Dans les appareils en usage, l'erreur relative et probable

atteint 5 % lors de la numération dans 16 carrés, et seulement 2 % si l'on va jusque 100 carrés.

D'après cette méthode, ou des méthodes analogues, on a fait chez l'homme et les animaux un nombre très considérable de numérations, en tenant compte de l'âge et du sexe, de l'état du corps et de la région circulatoire : on peut admettre chez l'homme, comme valeur moyenne, environ 5 000 000 par millimètre cube; pris en chiffre exact, le nombre des globules rouges est légèrement plus grand chez les hommes que chez les femmes, chez les enfants un peu plus petit que chez les adultes et les nouveau-nés. Les influences qui provoquent dans le corps des pertes considérables d'eau, augmentent évidemment le nombre des globules rouges, tandis que l'ingestion de quantités considérables d'eau le diminue ; généralement il est plus grand dans les veines que dans les artères. Les améliorations des conditions externes et générales de la vie augmentent probablement ce nombre, parce que la formation prédomine alors sur la destruction. Pour une raison inverse, le chiffre est notablement diminué dans un grand nombre d'états pathologiques, spécialement dans la chlorose.

On a déterminé le volume et la surface des globules rouges sur des modèles, ayant même forme que les globules rouges, mais considérablement agrandis, et, en tenant compte de l'agrandissement, on a pu calculer ainsi le volume et la surface réels d'un disque sanguin ; on a obtenu ainsi, comme volume des 5 000 000 de globules rouges contenus dans 1 millimètre cube de sang, environ 1/3 de millimètre cube, et, comme surface de ces globules, 640 millimètres carrés. Le poids total des globules rouges d'un homme, pesant 78 kilogrammes et dont la quantité de sang est 1/13 de son poids total, atteint donc environ 2 kilogrammes, et la surface totale de cette quantité de globules rouges correspond environ à 3840 mètres carrés.

Il est difficile de se faire une idée exacte de la structure interne des globules rouges. Remarquons d'abord que la substance qui leur confère la coloration, l'*hémoglobine*, est facilement soluble dans le plasma sanguin, et que pourtant, à l'état physiologique, elle ne passe pas dans le plasma. L'existence d'une membrane imperméable à l'hémoglobine ne peut être soutenue, non seulement parce qu'on n'a pu isoler une telle membrane, mais aussi à cause des propriétés élastiques des globules et des phénomènes qu'ils présentent lors de leur déformation et leur destruction. Une observation très instructive est celle qu'on peut faire sur les globules rouges à noyau quand on constate, à la suite de l'usage de certains réactifs, tel que l'acide borique à 2 %, que le contour externe du globule, quoique non modifié, délimite une masse claire, dans laquelle se trouve

une deuxième substance, soit réunie autour du noyau, soit disposée sous forme de rayons qui se dirigent du noyau vers le contour périphérique : cette dernière substance représente en entier la matière colorante du globule rouge. La première, qu'on nomme parfois l'oïkoïde, est homogène, molle, extensible, et ses propriétés rappellent encore celles du corpuscule primitif ; la seconde substance, le zooïde, absorbe les matières colorantes, tandis que la première ne le fait pas. Le zooïde peut s'échapper de l'oïkoïde comme d'une masse visqueuse. Dans les globules intacts, ces deux substances doivent se pénétrer mutuellement d'une manière intime, et l'hémoglobine doit être préservée de l'action dissolvante de l'eau du sang par des forces physiques ou par une combinaison chimique. La substance du globule rouge, à laquelle adhère l'hémoglobine, s'appelle encore stroma.

La liaison entre le stroma et la matière colorante est détruite si on dilue le sang avec de l'eau distillée, si on ajoute de l'acide tannique ou des sels, si on mélange ensemble le sang de différentes espèces animales, si l'on agite le sang avec de l'éther, du chloroforme, de l'alcool ou du sulfure de carbone, si on fait l'extraction des gaz, si on congèle et dégèle le sang à différentes reprises, ou si on fait passer par le sang des courants électriques interrompus intenses. Toutes ces influences font diffuser dans le plasma l'hémoglobine, qui est facilement soluble dans l'eau, et le sang perd la propriété d'agir comme une « couleur de couche », c'est-à-dire d'être opaque en couches minces : il devient « laqué ». Si, par congélation, on prépare du sang laqué et si l'on compare une couche de même épaisseur de ce sang avec une même couche du sang primitif, on observe que ce dernier est bien plus clair à la lumière réfléchie. C'est que la lumière est réfléchie en quantité considérable par les globules colorés du sang primitif, tandis qu'elle ne l'est presque pas par le plasma uniformément coloré du sang dégelé. Si on ajoute au sang ordinaire des substances déshydratantes, comme le chlorure de sodium, on observe que la quantité de lumière réfléchie peut encore être augmentée ; de sorte que ce sang apparaît encore plus clair à la lumière réfléchie et possède l'aspect rouge brique, ce qu'on doit expliquer par une modification de forme des globules rouges. A part les différences de clarté, ces différentes espèces de sang, le sang primordial, le sang laqué et le sang à coloration rouge brique, se comportent de la même manière au spectroscope. Il est probable que les modifications du contenu du sang en gaz influencent aussi la forme des globules rouges et la clarté du sang.

Les globules rouges du sang primitif peuvent conserver leur stroma décoloré dans sa forme primitive ; comme celui-ci brunit par l'iode, on peut de cette manière le rendre plus visible.

Quoique l'hémoglobine soit une substance albuminoïde, on peut l'obtenir facilement sous forme de cristaux bien développés. Si on n'a pas en vue d'obtenir cette substance à l'état de pureté et en grande quantité, mais seulement de juger sous le microscope de sa forme cristalline, on peut tirer profit de ce fait remarquable que l'hémoglobine se sépare le plus facilement à l'état cristallin dans le sang en putréfaction. Du sang qui a été renfermé avec un peu d'air dans des tubes en verre et exposé à la température de la couveuse, fournit ensuite, après évaporation, une grande quantité de cristaux dont quelques uns possèdent parfois un volume considérable; le sang de chien donne ainsi des prismes longs de 3 à 5 centimètres; le sang des asphyxiés cristallise aussi avec une facilité spéciale.

Quoique l'hémoglobine du sang, appartenant à diverses espèces animales, cristallise en des formes différentes, il est acquis aujourd'hui que presque toutes ces formes appartiennent au même système de cristallisation, c'est-à-dire au système rhombique. On ne connaît avec certitude qu'une seule exception, c'est celle de l'hémoglobine du sang d'écureuil, qui cristallise dans le système hexagonal.

Si on évapore à froid l'éther d'un extrait éthéré aqueux, fait à l'aide d'un sang très riche en globules rouges, l'hémoglobine se dépose sous forme de cristaux bien formés, et l'on peut, par la recristallisation, l'obtenir à l'état pur. L'hémoglobine recristallisée peut être desséchée à 0° sans décomposition; si on la chauffe ensuite à 100°, elle cède son eau de cristallisation. La substance obtenue ainsi par dessication à 100° possède, d'après l'analyse élémentaire, la composition suivante : 100 parties d'hémoglobine (sang du chien) renferment : C 53,85; H 7,32; N 16,17; O 21,81; S 0,39; Fe 0,43.

L'hémoglobine se décompose facilement sous l'influence de l'air et de l'eau; elle donne ainsi naissance, entre autres, aux acides formique, butyrique et lactique, tandis que la solution prend une coloration brunâtre; la matière colorante qui s'est formée alors, c'est la méthémoglobine, qui présente une importance spéciale parce qu'elle se forme aussi dans le sang lors de certaines intoxications, telles que celles par le chlorate de potassium. Si on traite l'hémoglobine par de puissants réactifs, comme les alcalis ou les acides forts, elle se décompose en une autre matière colorante, l'hématine, qui renferme le fer de l'hémoglobine.

L'hémoglobine est, en tout cas, un corps chimique très compliqué, encore plus compliqué que l'albumine; en effet, si on décompose l'hémoglobine par des acides ou des alcalis puissants, on trouve parmi les produits de la décom-

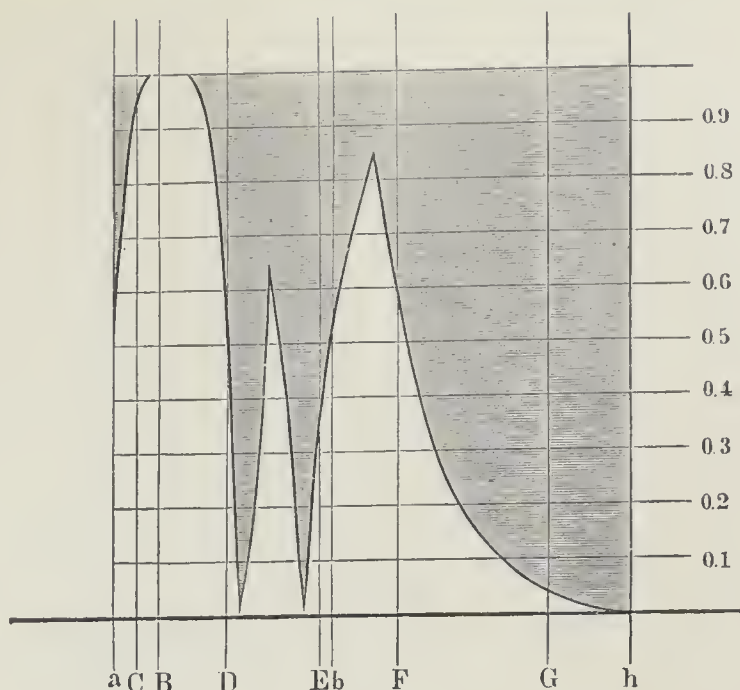
position, à côté de l'hématine, et cela en quantité beaucoup plus considérable que cette dernière, de la syntonine ou de l'albuminate alcalin. L'hémoglobine se combine avec l'oxygène de telle manière, qu'elle peut le céder de nouveau dans le vide sans subir elle-même une décomposition ultérieure; cette combinaison paraît, en outre, se faire dans un rapport constant d'équivalence : ainsi, 1 gramme d'hémoglobine se combine avec environ 0,0024 gramme d'oxygène. On peut s'appuyer sur ce rapport pour évaluer le poids moléculaire de l'hémoglobine, qui, d'après cela, serait très élevé, et devrait être taxé à 13000 au moins. Ce qui est important pour caractériser la nature chimique de l'hémoglobine, c'est le fait que, lors de l'électrolyse du sang, elle se précipite comme telle à l'état cristallin au pôle positif; d'où l'on peut conclure à sa propriété acide.

La combinaison instable de l'hémoglobine avec l'oxygène constitue l'*oxyhémoglobine;* elle se forme déjà si l'on agite une solution d'hémoglobine avec de l'air, et elle cède l'oxygène dans le vide, ou, encore plus rapidement, aux substances réductrices, tels que le sulfure d'ammonium, les sels ferreux ou le fer métallique. L'hémoglobine réduite, en solution d'une concentration appropriée, présente au spectroscope une large bande d'absorption dans la partie jaune du spectre, entre D et E du spectre solaire. Si on agite de nouveau avec de l'oxygène la solution réduite, la bande d'absorption se décompose en deux bandes, dont l'une se rapproche de la ligne D, l'autre de la ligne E, tandis que l'espace, compris entre elles et qui correspond à la bande d'absorption de l'hémoglobine réduite, devient clair.

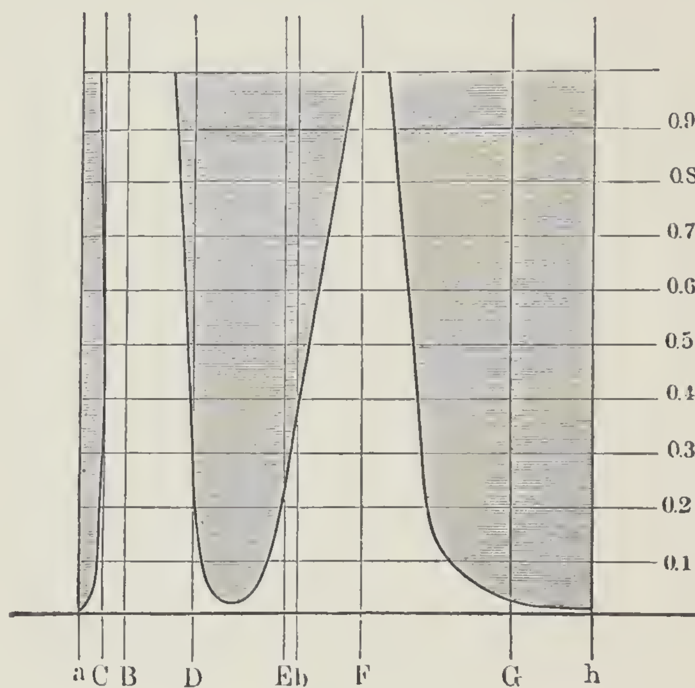
L'hémoglobine se combine avec l'oxyde de carbone et peut-être avec l'acide cyanhydrique, comme avec l'oxygène. Le spectre du sang oxycarboné est presque identique à celui de l'oxyhémoglobine, mais se distingue toutefois de ce dernier en ce qu'il n'est pas transformé par les substances réductrices en spectre de l'hémoglobine réduite : l'oxyde de carbone et l'acide cyanhydrique se laissent difficilement chasser par l'oxygène. Sur cette propriété repose peut-être l'action toxique de l'oxyde de carbone, et en partie celle de l'acide cyanhydrique.

Le rapport, dans lequel la lumière des différentes parties du spectre est absorbée par des solutions de concentrations différentes, ressort des figures 47 et 48; sur la ligne des abscisses sont portées les lignes de *Fraunhofer* et les ordonnées indiquent le pour cent de la matière colorante sous une épaisseur de couche de 1 centimètre. Par une couche de cette épaisseur, on observe, en diminuant la concentration de la solution d'oxyhémoglobine, la première

apparition lumineuse dans le vert, la solution renferme alors de 0,9 à 0,8 % d'oxyhémoglobine. Si on détermine le degré de dilution d'un sang agité avec de l'air au moment où la lumière verte du spectre apparaît à travers une couche de 1 centimètre d'épaisseur, on peut obtenir facilement, d'une manière approximative, le contenu du sang en hémoglobine. Des données plus exactes peuvent être obtenues à l'aide des méthodes spectrophotométriques spécialement perfectionnées dans ce but.



47.



48.

100 grammes de sang normal de l'homme renferment en moyenne 14,5 grammes d'hémoglobine ; l'âge, le sexe, les conditions de nutrition, et les circonstances physiologiques analogues modifient généralement le contenu en hémoglobine dans le même sens et dans le même rapport que la richesse en globules rouges; toutefois certains états pathologiques peuvent diminuer le contenu en hémoglobine plus que celui en globules rouges, ce qui n'est pas dû seulement à une différence dans les dimensions des globules rouges, mais aussi à une différence dans leur contenu en hémoglobine.

Le sang en circulation renferme en proportions variables de l'oxyhémoglobine et de l'hémoglobine réduite : le sang artériel de l'homme normal est presque complètement saturé d'oxygène, il ne renferme donc que très peu

d'hémoglobine réduite. Si on fait pénétrer, dans la fente d'un spectroscope, la lumière solaire qui a passé d'abord entre deux doigts rapprochés l'un de l'autre jusqu'au contact, le spectre est identique à celui d'une solution d'oxyhémoglobine, ce qui démontre que l'oxyhémoglobine est préformée dans le sang vivant. Si on jette une ligature sur les doigts, de sorte que le courant sanguin s'arrête, le spectre de l'oxyhémoglobine se transforme en celui de l'hémoglobine réduite ; le sang veineux obtenu par la saignée de la veine renferme, non seulement de l'hémoglobine réduite, mais aussi des quantités variables d'oxyhémoglobine.

La différence qui existe pour la couleur et la clarté entre le sang artériel et le sang veineux repose principalement sur la différence de rapport entre l'oxyhémoglobine et l'hémoglobine réduite, peut-être accessoirement aussi sur la différence de forme des disques sanguins, ce qui modifie les conditions de réflexion de la lumière. En tout cas, la cause efficiente se trouve dans la différence de la quantité d'oxygène contenu dans les deux espèces de sang, et non pas dans la différence de leur contenu en acide carbonique.

Parmi les produits de décomposition de la matière colorante du sang, se trouve l'*hémine* qui possède un intérêt pratique et théorique important. Du sang desséché, additionné d'un peu de sel de cuisine et d'acide acétique glacial, laisse précipiter, lorsqu'il est porté à l'ébullition, des cristaux d'hémine ; ceux-ci, vus par réflexion, sont bleu noir et brillants ; ils sont d'un brun foncé d'ébène par transparence. Lorsqu'ils sont bien conformés, ils se présentent sous forme de tablettes ou de bâtonnets rhombiques ; comme ces cristaux d'hémine ne peuvent être confondus avec rien d'autre, et s'obtiennent avec les plus petites quantités de sang desséché, ils ont acquis une très haute portée dans les recherches de médecine légale.

L'hémine est du chlorhydrate d'hématine, et on part de cette combinaison pour obtenir cette dernière à l'état pur ; l'hématine se forme lorsqu'on dissout de l'hémine dans de la potasse diluée qu'on neutralise ensuite par de l'acide sulfurique dilué ; elle se présente sous forme d'une poudre amorphe, gris bleu, insoluble dans l'eau, l'alcool et l'éther, mais facilement soluble dans les acides, dans l'alcool renfermant des alcalis et dans l'éther acidifié. On a obtenu pour l'hématine la formule $C_{68}H_{70}N_8Fe_2O_{10}$. Elle ne renferme donc pas de soufre, mais elle est beaucoup plus riche en fer que l'hémoglobine, elle en contient 8,82 %.

La méthémoglobine en solution alcaline, ainsi que l'hématine en solution alcaline ou acide, ont chacune un spectre caractéristique ; celui de l'hématine en solution alcaline est transformé par les agents réducteurs en un autre

spectre spécial; celui de la méthémoglobine en solution acide ou neutre est identique au spectre de l'hématine en solution acide; le spectre de la méthémoglobine est retransformé par des substances réductrices en celui de l'hémoglobine.

L'acide sulfurique permet de dépouiller complètement le sang du fer, sans que sa coloration rouge en soit modifiée; la substance colorante qui est formée, l'*hématoporphyrine*, est considérée comme de l'hématine sans fer.

L'hémoglobine doit fournir les matériaux qui forment les substances colorantes de la bile et de l'urine; mais jusqu'à ce jour on n'a réussi à faire artificiellement, à l'aide de l'hémoglobine ou de l'hématine, qu'une matière colorante de l'urine, l'urobiline.

On ne peut rien dire de précis sur les substances organiques qui se trouvent dans les globules rouges à côté de l'hémoglobine; toutefois on a pu en retirer de la cholestérine, et, en outre, une substance qui renferme du phosphore et de l'azote, sans que l'on sache si on doit la considérer comme lécithine ou comme protagon. Le sang lavé par l'eau laisse comme résidu une substance gonflée, formée probablement par les restes accolés des disques sanguins, présentant les réactions de l'albumine et montrant les propriétés d'une globuline. Les cendres des disques sanguins offrent cette particularité qu'elles renferment peu ou pas de sodium, qui s'y trouve remplacé par du potassium.

Les corpuscules blancs, ou incolores, appelés *globules blancs* ou leucocytes, sont des cellules possédant une membrane à double contour, dont le protoplasme, renfermant un noyau, prend une forme sphérique sous l'influence d'excitants intenses et aussi après la mort. A l'état sphérique, ils possèdent un cytoplasme granuleux, où un examen quelque peu attentif permet de distinguer le noyau; celui-ci existe toujours, mais il peut avoir une structure morphologique variable. Les caractères différents du protoplasme et du noyau permettent d'établir plusieurs variétés de globules blancs. Le diamètre des globules blancs sphériques dépasse quelque peu celui des globules rouges; leur volume est donc notablement plus grand que celui des disques rouges du sang.

Dans le sang qui circule activement, les globules blancs sont sphériques, et, comme ils possèdent un poids spécifique légèrement inférieur à celui des globules rouges, ils quittent le courant plus rapide du milieu des vaisseaux, et arrivent dans le courant périphérique plus lent; aussi peut-on voir qu'ils roulent dans les capillaires le long de la paroi et il arrive fréquemment qu'ils restent accolés à cette paroi, d'où l'on conclut à leur nature visqueuse. Si cet accolement est favorisé par une grande lenteur du courant sanguin, les

conditions qui déterminent leur forme sphérique disparaissent et ils ont l'occasion d'exécuter des mouvements amiboïdes, propriété qu'ils possèdent à un haut degré. Ces mouvements peuvent se poursuivre directement sous le microscope sur les leucocytes d'une gouttelette du sang de grenouille, comme aussi sur ceux du sang de l'homme si on chauffe la platine du microscope. Mais l'observation le long de la paroi vasculaire vivante est bien plus intéressante ; le mésentère de la grenouille s'y prête admirablement. Le corpuscule blanc, resté adhérent à la paroi capillaire, envoie et retire des prolongements; il présente ainsi des contours irréguliers qui se modifient lentement ; un des prolongements traverse ensuite la paroi vasculaire ; arrivé en dehors, il s'accroît de plus en plus et tire ensuite vers lui le reste de la cellule. Cette émigration de leucocytes est facilitée par une haute pression dans les vaisseaux capillaires. Une haute pression et un courant lent existent dans les capillaires des tissus enflammés, de sorte que la *diapédèse* des globules blancs, qui d'ailleurs existe normalement, atteint souvent un haut degré dans l'inflammation. Tous les globules du pus ne sont peut-être que des globules blancs émigrés du sang.

La propriété amiboïde des leucocytes a encore, outre la diapédèse, une autre conséquence très importante ; si l'on ajoute à une préparation de leucocytes un peu de cinabre, d'encre de Chine ou d'autres petites particules insolubles, on peut observer sous le microscope que les leucocytes, en se mouvant, s'enroulent autour de ces particules et les absorbent dans le corps de leur substance. Ce processus, important pour la lutte contre les intrus, s'achèvera à l'intérieur de l'organisme, probablement avec moins d'intensité dans un courant rapide qu'aux endroits de plus grande tranquillité, soit en dehors du courant sanguin, soit dans les glandes sanguines.

Il est difficile de donner des valeurs exactes pour le nombre des globules blancs, surtout parce que ces éléments, après la sortie du sang de l'organisme, peuvent se détruire partiellement. La méthode de leur numération est au fond la même que celle qui a été indiquée pour les corpuscules rouges ; en tout cas leur nombre est, dans le sang normal, beaucoup inférieur à celui des globules rouges : sur 400 de ces derniers il existe peut-être un globule blanc. Dans certains états pathologiques, appelés leucémiques, le nombre des leucocytes peut augmenter d'une manière énorme.

On n'a pas encore isolé du sang normal les globules blancs dans un état tel qu'on ait pu déterminer leur composition chimique ; mais les recherches faites sur du sang leucémique et sur du pus permettent de conclure que les globules blancs, comme les cellules jeunes en général, renferment soit du protagon soit

de la lécithine, ou bien ces deux substances à la fois, et de la cholestérine. Une autre substance phosphorée, voisine des albumines, fut découverte d'abord dans le noyau des globules du pus, et sa présence démontrée plus tard dans un nombre considérable d'autres noyaux : c'est la *nucléine*. Il se pourrait qu'elle soit identique à cette substance que les histologistes désignent sous le nom de *chromatine*, à cause de ses réactions microchimiques. La réaction du glycogène a été constatée spécialement dans les globules blancs du sang de cheval. La contractilité des globules blancs a fait supposer qu'ils renferment, entre autres substances albuminoïdes, la myosine. Les granulations du protoplasme sont en partie très réfringentes, brillantes et sphériques ; quelques-unes d'entre elles sont considérées comme formées de graisse, parce qu'elles se dissolvent dans l'éther et dans l'alcool et noircissent sous l'influence de l'acide osmique.

Les éléments organisés du sang se détruisent d'une manière continue et se reforment dans la même mesure. Une expulsion notable de leucocytes s'effectue à la surface muqueuse des amygdales et de toutes les glandes lymphatiques folliculaires des appareils digestif et respiratoire. Les globules rouges sont détruits dans le foie, la rate et peut-être dans la moelle osseuse. Les glandes lymphatiques constituent des foyers de formation pour les leucocytes. La formation des nouveaux éléments s'opère par division mitosique, dont les caractères, du reste, ne s'observent pas seulement sur les globules blancs des glandes lymphatiques, mais sur des globules qui ont déjà passé dans le courant sanguin.

Les globules rouges se forment différemment dans l'organisme jeune et dans l'organisme adulte. Les premiers globules colorés apparaissent chez l'embryon, simultanément dans l'aire vasculaire et l'aire embryonnaire, en même temps que les vaisseaux. Les premières formations des vaisseaux et des corpuscules sanguins de l'aire vasculaire sont séparées les unes des autres, dispersées dans le feuillet moyen en différents endroits, et elles contractent seulement plus tard des communications entre elles et avec le cœur. Pendant une grande partie de la vie embryonnaire des mammifères, un assez grand nombre de globules rouges conservent leur noyau ; ils se forment d'abord et surtout dans le foie, plus tard aussi dans la rate. Chez des animaux jeunes on a observé dans le tissu conjonctif de l'épiploon et de l'hypoderme que les cellules-mères forment les cellules de la paroi capillaire ainsi que les globules rouges y renfermés. Chez les mammifères adultes, il paraît que les endroits principaux de la formation des globules rouges sont la moelle osseuse et peut-être la rate. Les vaisseaux capillaires artériels de la moelle osseuse rouge ne se continuent pas directement avec les capillaires veineux, mais avec des espaces lacuneux, traversés par des trabécules cellulaires,

d'où le sang suinte dans les larges capillaires veineux. Les éléments de ces travées cellulaires (hématoblastes et peut-être cellules géantes) déposent de l'hémoglobine dans leur protoplasme. La partie contenant l'hémoglobine se sépare du noyau et de la partie restante, plus petite, du protoplasme, prend la forme de disque et tombe dans le courant sanguin.

En dehors des globules rouges et blancs bien caractérisés, le sang renferme encore d'autres éléments organisés qu'on a décrits sous les noms de plaquettes sanguines, hématoblastes, corpuscules colorés et granulations sanguines. Les *plaquettes sanguines*, qui sont le mieux caractérisées parmi ces éléments, sont deux à trois fois plus petites que les globules rouges; on peut s'attendre à trouver une plaquette sur environ vingt-cinq globules rouges; elles ne sont pas colorées par de l'hémoglobine, possèdent une substance légèrement granuleuse ayant un pouvoir de réfraction différent de celui du plasma. Elles constituent probablement des produits de décomposition de noyaux cellulaires; elles n'existent pas dans du sang battu. On peut faire disparaître les plaquettes dans le sang du chien en pratiquant sur lui des saignées répétées et en lui injectant le même sang après qu'il a été battu. On n'observe rien d'anormal chez un tel animal et, après quelques jours, les plaquettes réapparaissent dans le sang en nombre ordinaire.

Le plasma sanguin est du sang, moins les corpuscules sanguins; toutefois toutes les espèces de sang ne permettent pas de séparer complètement le plasma d'avec les corpuscules. Le plasma sanguin possède un poids spécifique moindre que les corpuscules sanguins; les espèces de sang qui se coagulent lentement, comme le sang de cheval, refroidi à 0° C, laissent aux corpuscules sanguins le temps de se déposer et de former au-dessus de ces derniers une couche de plasma liquide pur qu'on peut enlever. Le plasma, débarrassé ainsi des corpuscules sanguins, permet de démontrer que la propriété de se coaguler appartient au plasma sanguin lui-même : en effet, si on permet au plasma enlevé de prendre la température ambiante, il se coagule en un gâteau qui s'écarte de la paroi du réservoir en verre et expulse un liquide qui ne se coagule plus; c'est le *sérum sanguin* pur. Si ensuite on exprime et lave le gâteau, on obtient de la fibrine pure.

Si on recueille à la température ordinaire dans un cylindre en verre le sang perdu par des animaux possédant un sang à coagulation rapide, on observe, après quelques minutes chez les oiseaux, après 10 minutes environ chez l'homme et le chien, que toute la masse s'est figée de telle manière qu'on peut renverser le cylindre sans que rien s'en écoule; plus tard le gâteau sanguin se détache de la paroi et exprime, en se rétractant, un sérum plus ou moins dépourvu de

matière colorante. Quant au sang qui se coagule avec lenteur, par exemple, le sang de cheval ou le sang d'individus atteints de maladies inflammatoires, la différence entre le poids spécifique des globules rouges et celui des globules blancs devient sensible, au point que le gâteau sanguin rouge est surmonté d'une couche grisâtre et lardacée, la *crusta phlogistica* (couenne inflammatoire).

La coagulation est retardée si l'on refroidit immédiatement le sang à 0° C, ou si on le porte à une température supérieure à 55° C. L'addition d'alcalis, spécialement d'ammoniaque, de sels alcalins, d'acides faibles (même l'acide carbonique), de peptone, prévient, ou du moins retarde, la coagulation ; la sécrétion buccale de la sangsue produit le même effet. On empêche le plus sûrement la coagulation par les oxalates, dont il suffit d'ajouter une petite quantité, ou bien par le sulfate de magnésie en quantité plus grande et à concentration suffisante. La coagulation est accélérée si le sang est conservé chaud ou porté à une température qui ne dépasse pas 50° C ; on obtient le même effet en ajoutant de l'eau. Le sang artériel se coagule un peu plus vite que le sang veineux.

Pendant la première partie du développement embryonnaire, le sang ne possède pas la propriété de se coaguler.

Si on bat le sang qui s'écoule de la veine, il se coagule un peu plus rapidement que si on le laisse en repos ; mais le sang tout entier ne se prend pas en une masse tremblotante, et la fibrine se sépare sous forme de flocons que l'on peut laver complètement par l'eau. Si on enlève les flocons de fibrine qui adhèrent aux bâtonnets de verre, de bois ou de baleine, qui ont servi à battre le sang, il reste ce qu'on a nommé le sang défibriné. Les corpuscules sanguins sont ici suspendus dans le sérum, tandis qu'ils l'étaient dans le plasma du sang primitif. Laisse-t-on le sang défibriné se reposer, les corpuscules sanguins se déposent et sont surmontés par une couche de sérum. On peut accélérer et perfectionner ce dépôt en employant la force centrifuge ; la couche inférieure, riche en corpuscules et dont on a séparé le sérum, s'appelle *cruor*.

Le *sérum sanguin* constitue un liquide clair, jaunâtre en couche mince, rouge en couche épaisse ; il possède une réaction légèrement alcaline et renferme environ 10 % de substances fixes, dont plus du tiers est formé par des substances albuminoïdes.

Ces substances albuminoïdes ou albumines constituent un groupe de substances organiques azotées qui possèdent une composition centésimale à peu près identique. Elles ne cristallisent pas ou du moins elles manifestent une faible tendance à prendre la forme cristalline, et possèdent à un minime degré la

propriété de diffuser à travers les membranes humides; aussi les désigne-t-on sous le nom de colloïdes; elles dévient à gauche le plan de la lumière polarisée. Parmi les réactions chimiques qui leur sont communes, se trouvent les suivantes : chauffées avec de l'acide nitrique, elles prennent une coloration légèrement jaunâtre qui devient plus intense par l'addition d'ammoniaque (réaction de la xanthoprotéine); additionnées du réactif de Millon (solution d'azotate mercureux renfermant de l'acide azoteux), elles se colorent en rouge sous l'influence de la chaleur; traitées avec de l'eau sucrée ou de l'acide acétique et ensuite avec de l'acide sulfurique, elles se colorent en pourpre jusqu'en violet; leurs solutions alcalines auxquelles on ajoute du sulfate de cuivre deviennent violet bleu. Toutes les substances albuminoïdes sont précipitées de leurs solutions par l'acide tannique et le sublimé; à l'exception des albumines modifiées qui prennent naissance par la digestion et qui sont connues sous le nom de peptones, elles sont toutes précipitées par les autres sels des métaux lourds, par les acides minéraux forts et concentrés, par l'alcool. La constitution de l'albumine est inconnue, mais on a obtenu par décomposition une série de corps à structure moléculaire déterminée, tels que l'urée, la leucine, les acides amidés, les acides acrylique et asparaginique.

Le sérum sanguin possède beaucoup d'analogie avec le liquide filtré d'une solution aqueuse et diluée de blanc d'œuf. Tous deux se coagulent, s'ils sont portés à la température de 70° C; ils se distinguent l'un de l'autre en ce que le précipité du sérum sanguin, obtenu par addition d'acide chlorhydrique ou azotique, se redissout facilement dans un excès de l'acide, tandis que l'albumine de l'œuf ne le fait que difficilement. Une particularité, d'importance physiologique plus grande, consiste en ce que l'albumine d'œuf, injectée dans les veines, passe dans l'urine sans subir de modifications, tandis que le sérum, introduit dans les veines, ne provoque pas d'albuminurie.

Le corps albuminoïde qui confère au sérum sanguin son analogie avec l'albumine d'œuf, s'appelle albumine du sérum ou sérine. Le sérum renferme en outre, en quantité notable, un corps albuminoïde appartenant au groupe des globulines et qu'on nomme globuline du sérum ou paraglobuline. Les globulines, parmi lesquelles se trouve aussi la myosine, se coagulent également si on chauffe leur solution; mais on peut les précipiter aussi en diluant leur solution avec de l'eau ou en y faisant passer de l'acide carbonique. La globuline séreuse obtenue ainsi par précipitation est insoluble dans l'eau, mais soluble dans une solution diluée de sel de cuisine. Cette solubilité se perd, si la globuline précipitée séjourne longtemps sous l'eau; elle persiste, si la

substance a été desséchée sur l'acide sulfurique et portée ensuite au-delà de 100° C.

Si l'on soumet l'albumine à l'action des alcalis concentrés, ou si on la chauffe avec une solution faiblement alcaline, elle se transforme en une variété voisine de la caséine du lait, en un albuminate alcalin. Ce dernier, ainsi que l'albumine acide (variété d'albumine à laquelle appartient la syntonine) obtenue par l'action d'acides forts, est soluble dans les liqueurs acides et alcalines, mais non dans les liquides neutres. Les solutions ne se coagulent pas par la chaleur. L'albumine et la globuline étant précipitées du sérum sanguin par la chaleur, on peut, après filtration, y déterminer un nouveau précipité en neutralisant exactement; ce précipité est peut-être de l'albuminate alcalin qui s'est formé seulement au moment où le sérum a été chauffé; car il n'existe pas de preuves démontrant la présence d'albuminate alcalin dans le sérum normal.

Les substances albuminoïdes coagulables par la chaleur se précipitent à une température d'autant plus basse que la solution albumineuse est plus concentrée et qu'elle est moins alcaline. A mesure que la coagulation progresse, l'alcalinité augmente; par conséquent, si on veut obtenir par la coagulation une précipitation rapide et complète, il faut acidifier prudemment.

On a démontré que les substances azotées cristallisables qui constituent les formes sous lesquelles l'albumine décomposée s'élimine de l'organisme avec les urines, telles que la créatine, la créatinine, l'acide urique, l'urée, l'acide hippurique, existent toutes également dans le sérum sanguin.

Le sucre sous forme de glycose constitue un élément normal du sérum sanguin. On y a trouvé également de l'acide lactique.

Le sérum sanguin renferme des graisses, mais en quantité très variable. Il possède, après des repas riches en graisse, un aspect laiteux provenant des gouttelettes graisseuses en suspension. Toujours, on constate dans le sérum des traces de savon et de cholestérine.

Parmi les substances minérales, prédomine de loin le sel marin, qui affecte la proportion approximative de 1/2 %. La moitié environ des substances minérales est formée par du potassium, du sodium, du calcium et du magnésium qui sont combinés au chlore, à l'acide sulfurique, à l'acide phosphorique, à l'acide carbonique.

Le spectre du sérum pur est différent de celui de l'hémoglobine. Sa coloration est déterminée par un ensemble de matières colorantes dont une, la choléporphyrine, se rencontre dans la bile.

La fibrine obtenue en battant le sang se présente, après qu'elle a été lavée par l'eau, sous forme de filaments blancs enchevêtrés. A l'état sec, elle représente seulement 7 ‰ du poids du sang, quoique en se précipitant spontanément elle modifie d'une manière remarquable l'état d'agrégation de tout le sang. Un flocon de fibrine porté dans de l'eau oxygénée décompose cette dernière en produisant un développement rapide d'oxygène. La fibrine constitue une substance albuminoïde. Les filaments enchevêtrés se gonflent sous l'action de l'acide chlorhydrique dilué en une masse gélatineuse et s'y dissolvent même en partie. La fibrine dissoute se comporte comme une albumine acide. La fibrine ne se trouve pas en dissolution dans le sang liquide ou dans le plasma sanguin, mais elle se forme, lors de la coagulation du sang, aux dépens de deux substances appelées génératrices de la fibrine et sous l'influence d'un ferment. Résumons les données fondamentales qui doivent être prises en considération lors d'un essai d'explication de la coagulation sanguine.

Il peut se former dans l'organisme des liquides qui ne se coagulent pas directement, même si on les laisse se putréfier, mais auxquels il suffit d'ajouter du sérum pour qu'ils se coagulent aussitôt. Ces liquides n'existent pas dans l'organisme normal, mais sont constitués par des transsudats pathologiques, que l'on rencontre à l'état le plus pur spécialement dans les cavités séreuses du cheval, telle que le péricarde. A cette catégorie de liquides appartient également le liquide de l'hydrocèle de l'homme (sécrétion dans le sac séreux du testicule). La même action que celle exercée par le sérum sanguin sur ces liquides est provoquée par la substance qui se précipite du sérum quand on y ajoute beaucoup d'eau ou bien quand on le fait traverser par de l'acide carbonique. Comme nous le disions plus haut, la masse principale de cette substance est formée par une matière albuminoïde désignée sous le nom de paraglobuline. En traitant de la même manière le transsudat coagulable, mais qui ne se coagule pas spontanément, on obtient une substance albuminoïde analogue mais non identique. Si on mélange les solutions de ces deux substances obtenues par précipitation, elles se coagulent. La coagulation exige donc au moins la présence de deux substances, appelées génératrices de la fibrine. Le plasma sanguin les renferme, mais l'une d'elles, la paraglobuline ou *substance fibrinoplastique* passe seule dans le sérum, tandis que le transsudat renferme seulement la seconde, la *substance fibrinogène*.

Mais la paraglobuline isolée du sérum sanguin ordinaire n'est pas à l'état pur; elle renferme en outre une substance fibrinoplastique retirée d'un sérum de sang de cheval refroidi rapidement à 0° C. et dont le plasma a d'abord passé

par un filtre double à la même température; si on abandonne ensuite ce sérum à l'influence de la température ordinaire, qui provoque la coagulation, on obtient une substance qui par elle-même ne coagule plus du tout ou seulement très lentement le transsudat ou une solution de fibrinogène. Mais cette coagulation survient aussitôt si on y ajoute une substance qu'on retire du sérum sanguin ordinaire par précipitation avec de l'alcool et par digestion du précipité avec de l'eau. Cette substance se comporte comme un ferment; car la quantité de coagulum fibrineux ne dépend pas de la quantité de cette substance (la vitesse de la coagulation est seule influencée par là); en outre, cette substance n'est pas consommée par la coagulation, mais conserve son activité dans le sérum éliminé; au contraire, si on la chauffe à 50° C., elle perd cette propriété. La coagulation sanguine a encore de commun avec les autres processus de fermentation qu'elle est accompagnée du développement d'une petite quantité de chaleur.

Nous disions déjà plus haut que, dans le sang extrait de l'organisme sans précautions particulières, une partie des globules blancs se détruisent rapidement. Il est fort probable que cette destruction s'accompagne de la formation de ferment fibrineux; car la substance fibrino-plastique dépourvue ou pauvre en ferment s'obtient justement dans les conditions qui empêchent le plus possible le contact avec les produits de la destruction des globules blancs. Cette destruction se fait très lentement à 0° C. et les globules blancs non détruits passent difficilement à froid par un filtre double. Les globules rouges n'ont rien à faire avec la formation du ferment fibrineux; en effet, on ne peut extraire du cruor qu'une très petite quantité de ce ferment. Si la coagulation s'établit après que le sang s'est déposé en différentes couches, le coagulum le plus compacte se forme là où existe le plus de globules blancs, c'est-à-dire dans la crusta phlogistica. On a observé sous le microscope que des fibrilles se dégagent des globules rouges en destruction ou des amas granuleux rouges; mais cette élimination de la fibrine du stroma représente des processus qui n'ont rien à voir avec la coagulation abondante du sang, et encore moins avec celle du plasma dépourvu de globules sanguins.

Le fibrinogène a été isolé, non seulement des transsudats, mais aussi du plasma sanguin, ce qui est possible parce que sa solubilité présente, vis-à-vis de la concentration saline, un rapport différent de celui que présentent l'albumine séreuse et la paraglobuline. Le fibrinogène se distingue encore de la paraglobuline, entre autres, par le fait qu'il se coagule à une température plus basse (entre 50° et 60° C.). Un excès de lessive alcaline transforme le fibrinogène en albuminate alcalin, tandis que les autres le convertissent en syntonine.

La coagulation ne survient pas, non seulement dans le sang qui circule, mais même dans le sang immobilisé dans les vaisseaux par deux ligatures, aussi longtemps que la paroi de ces derniers reste saine. Si on détermine la mort d'une partie de la paroi vasculaire en y appliquant des agents caustiques, il se forme un coagulum au niveau des endroits cautérisés. Il faut donc que ce soit l'échange entre le sang et la paroi vasculaire normale qui prévienne la coagulation, peut-être, partiellement du moins, en empêchant que le globule blanc se détruise. Mais il paraît que ces relations sont encore bien plus compliquées.

En effet, on est parvenu à extraire de la pâte cellulaire fraîche d'organes glandulaires, spécialement des glandes lymphatiques, une substance qui prévient la coagulation dans les liquides se coagulant spontanément. La pâte cellulaire, épuisée par l'alcool, laisse un résidu qui cède à l'eau une substance qu'on peut précipiter par l'alcool et qu'on obtient après dessication sous forme d'une poudre blanche qui se conserve : c'est la substance qui empêche la coagulation et qu'on a nommée cytoglobine; la cytoglobine décompose le peroxyde d'hydrogène en produisant un dégagement abondant de gaz. La solution aqueuse d'hémoglobine, laissée à la température de la chambre, se décompose très vite; la propriété de décomposer H_2O_2 et d'empêcher la coagulation, disparaît en même temps. Le même effet est obtenu par l'ébullition et par l'action de l'acide acétique et d'acides minéraux étendus; dans ce dernier cas, il se précipite une substance albuminoïde insoluble dans l'eau et qui présente, pour le reste, les caractères de la paraglobuline. Ce fait, qu'un élément de la cellule, qui empêche la coagulation, donne par sa décomposition une des deux substances génératrices de la fibrine, mérite bien de fixer l'attention.

L'extrait alcoolique de la pâte cellulaire provoque, dans le plasma du sang de cheval filtré à froid, la formation de ferment fibrineux; l'action d'arrêt exercée sur la coagulation du plasma sanguin filtré par l'addition de cytoglobine, est levée à nouveau si on y ajoute cet extrait alcoolique. Si on ajoute à du plasma filtré d'abord la cytoglobine et qu'on rétablit ensuite la coagulabilité par l'addition d'une quantité suffisante de la substance extractive, la proportion de fibrine qui se forme est double, et même plus, de celle formée dans le plasma abandonné à lui-même.

Du reste, l'action de la substance extractive alcoolique peut être levée de nouveau par l'addition d'une quantité suffisante de cytoglobine, et l'on obtient ainsi un plasma complètement dépourvu de la propriété de coagulation.

D'une manière générale, un haut degré de coagulabilité peut être considéré

comme signe caractéristique du sang normal; le sang qui circule est en échange continuel avec les cellules fixes du corps et reçoit ainsi de ces dernières les substances nécessaires à la coagulabilité; une partie des substances fournies par les cellules fixes du corps produit, à une certaine période de leur décomposition qui se continue dans le sang, la substance qui empêche la coagulation. Si le sang est retiré de l'organisme, la substance qui empêche la coagulation se détruit sans qu'il s'en produise de nouvelle, et ainsi survient la coagulation.

Cependant la forme de la combinaison chimique dans laquelle se trouve le calcium du sang influe aussi sur la coagulabilité de ce dernier; en effet, il suffit d'ajouter à du sang reconnu comme bien coagulable une petite quantité d'oxalate de sodium pour empêcher la coagulation et l'addition d'une petite quantité d'eau de chaux suffit pour faire réapparaître la coagulation.

L'hémoglobine, comme aussi la cytoglobine extraite du protoplasme cellulaire, donne, en se décomposant, naissance à des substances qui possèdent les propriétés des substances albuminoïdes; de même, les substances albuminoïdes qu'on peut retirer du sérum sanguin ne préexistent probablement pas comme telles dans le sérum normal du sang. Les observations suivantes parlent en faveur de cette conception : le sérum sanguin normal de plusieurs animaux est bactéricide pour certaines espèces de microbes; la simple dialyse avec l'eau fait perdre au sérum la propriété bactéricide qui ne se retrouve pas davantage dans le liquide entourant le dyalisateur; par la dyalise, le sérum n'a cédé que des sels; si on rétablit les rapports primitifs de concentration, le sérum ne récupère nullement ses propriétés bactéricides, qui se perdent également par l'action de la chaleur à 50° C. Aussi, on s'est imaginé qu'il préexiste dans le sang et dans le sérum normal des substances qui fournissent seulement par leur décomposition, les substances albuminoïdes des chimistes.

Les gaz que le sang renferme, partie simplement dissous, partie en combinaison chimique instable, sont l'azote, l'oxygène et l'acide carbonique. Considérés en poids, ils ne représentent qu'une minime fraction du poids du sang; en effet, le sang artériel renferme sur 100 parties en poids, seulement environ 0,026 d'oxygène, 0,075 d'acide carbonique, et 0,002 d'azote. Par contre, ils sont de la plus haute importance physiologique, au moins pour ce qui concerne l'oxygène et l'acide carbonique.

Le sang défibriné ou le sérum acidifié et chauffé cèdent dans le vide tous les gaz qu'ils contiennent; le dosage volumétrique de ces derniers peut donc être ainsi pratiqué. 100 volumes de sang renferment, en moyenne, réduits à 0° C. et à 1 mètre de pression mercurielle,

	N	O	CO^2
sang artériel	2,0	14,6	30,0
sang veineux	1,5	7,5	34,4

L'azote est simplement absorbé par le sang et ne semble jouer aucun rôle dans l'économie de l'organisme. La plus grande partie de l'oxygène est contenu dans les globules rouges, la plus grande partie de l'acide carbonique dans le sérum sanguin. Le premier est combiné à l'hémoglobine, le second aux alcalis, mais les deux combinaisons se laissent facilement dissocier.

Dans les conditions normales, le sang artériel est saturé complètement, ou à peu près, d'oxygène, c'est-à-dire que, si on l'agite avec de l'oxygène, il n'en absorbe plus ou n'en absorbe que très peu. La quantité d'oxygène qu'il renferme dépend de sa richesse en hémoglobine. Longtemps on a considéré comme certain que chaque atome de fer renfermé dans l'hémoglobine peut se combiner avec une molécule d'oxygène; d'après cela, la quantité d'oxygène que le sang est capable d'absorber dépendrait uniquement de sa richesse en hémoglobine. Mais il semble résulter des recherches publiées dans ces dernières années qu'il existe diverses variétés d'hémoglobine possédant une capacité variable pour l'oxygène.

La pression particulière de l'oxygène dans l'air n'a qu'une influence minime sur la quantité d'oxygène que le sang ou une solution d'hémoglobine peuvent absorber dans l'air et qu'on peut en extraire par la pompe. Mais, indépendamment de l'étendue des surfaces en présence, le temps nécessaire pour que la saturation se fasse, dépend aussi de la pression partielle. L'étendue de surface par laquelle le sang des capillaires pulmonaires établit son échange avec l'air est très grande, de sorte que la saturation peut s'établir en quelques secondes sous la pression ordinaire de l'oxygène. L'artérialisation du sang se fait même, quoique d'une manière moins parfaite, sous une pression très minime de l'oxygène.

On comprend que l'oxygène passe des capillaires dans le milieu environnant, puisqu'ici le protoplasme des éléments tissulaires en activité, très avide d'oxygène, entretient pour ainsi dire un vide à l'égard de ce gaz. Au contraire, l'évaporation de l'acide carbonique dans le sang en apparence alcalin des poumons, constitue un phénomène tout aussi problématique que l'extraction complète de l'acide carbonique dans le vide. Un indice important est cependant fourni par ce fait que, lors de l'extraction rapide par la pompe, le sang n'abandonne pas seulement l'acide carbonique qu'il contient, mais aussi l'acide carbonique du carbonate de sodium ajouté expressément. Il ne faut pas perdre de vue que

les alcalis du sang sont combinés en partie à l'acide phosphorique tribasique, et que les phosphates salins, qui renferment encore un atome d'hydrogène remplaçable par l'alcali, bleuissent le papier de tournesol et peuvent ainsi donner au sang la réaction désignée comme alcaline. Nous devons nous rappeler en outre que l'hémoglobine, dont l'action n'influe pas sur le degré d'alcalinité habituelle du sang, se comporte comme une substance acide; en effet, c'est seulement le sang total, et non le sérum dépourvu de globules, qui cède tout son acide carbonique par la simple extraction à l'aide de la pompe. Tout l'acide carbonique n'est chassé du sérum pur que par l'addition d'un acide fort. L'oxygène de l'hémoglobine joue même un rôle dans l'élimination de l'acide carbonique par les poumons; car l'extraction de l'acide carbonique par la pompe réussit d'autant mieux que le sang est plus riche en oxygène.

Lorsque le sang a quitté l'organisme, il modifie encore sa teneur en gaz : l'oxygène qu'on peut extraire par la pompe diminue, en même temps que la quantité d'acide carbonique augmente; ce processus de consommation d'oxygène diminue l'alcalinité du fluide. L'oxygène en circulation n'est pas de l'ozone, mais affecte une forme inactive. Sorti de l'organisme, le sang n'influence qu'après un certain temps les réactifs qui permettent de démontrer la présence d'oxygène sous forme active.

La méthode qui permet de déterminer la quantité totale de sang renfermée dans les vaisseaux d'un animal est assez compliquée; la valeur obtenue ne possède une certaine signification que quand elle est rapportée au poids du corps. On pèse donc d'abord l'animal, et de son poids on soustrait plus tard celui du contenu stomacal et intestinal. Une canule étant liée dans la carotide, on reçoit dans un cylindre gradué tout le sang qui s'écoule de ce vaisseau et on met à part un échantillon du sang défibriné: par cette même canule on injecte ensuite dans le système vasculaire une solution de chlorure de sodium 0,6 % et on recueille le liquide laveur qui s'écoule d'une veine; on continue l'injection de cette solution jusqu'à ce qu'elle revienne incolore. Après avoir enlevé le contenu de l'estomac et de l'intestin, on hache la masse totale du corps, on la dilue dans de l'eau et on l'exprime après 24 heures. Le liquide ainsi obtenu est réuni avec le liquide laveur; on détermine cette quantité totale, puis on fixe son contenu en sang en recherchant de combien il faut diluer l'échantillon du sang pour que, sous une même couche, il ait la même coloration que ce liquide mélangé. On arrive ainsi à ce résultat, que la quantité normale de sang est d'environ $^1/_{13}$ de la masse du corps.

Le tableau suivant, qui donne en chiffres ronds le résultat des analyses faites sur le sang de cheval, fournit une vue d'ensemble sur la composition totale du sang. Il n'existe pas de raison d'admettre que la composition du sang de l'homme s'en écarte dans ses grandes lignes.

1000 parties de sang renferment :

Cellules 328	Eau	200		200
	Substances fixes	128	hémoglobine	116
			autres subst. organiques	10
			sels	2
Plasma 672	Eau	604		604
	Substances fixes	68	fibrine	7
			albumine	52
			graisse	1
			autres substances organiques	3
			sels de potassium et de sodium	4
			» calcium et de magnésium	1

La lymphe est du sang dépourvu de globules rouges; cette définition s'applique aussi bien à la composition qu'à l'origine de la lymphe. Le sang même arrose seulement les parois internes des vaisseaux sanguins; le liquide porteur des matériaux nutritifs doit donc traverser des parois vasculaires pour arriver jusqu'aux autres tissus. Les données principales qu'on avait acquises jusqu'ici sur la composition de la lymphe parurent s'expliquer en admettant qu'elle se forme essentiellement par un processus de filtration. L'eau et les éléments cristalloïdes dissous subissent la filtration dans la même mesure, tandis que les substances colloïdes la subissent à un plus faible degré, et les éléments organisés encore beaucoup moins; d'où la teneur moins grande de la lymphe en albumine et l'absence des globules rouges.

Mais des recherches récentes ont mis en lumière des faits d'où résulte que la pression dans les capillaires sanguins est de moindre importance, pour la formation de la lymphe, que l'état et peut-être aussi l'activité de leurs cellules endothéliales. D'une série d'observations, dont il est difficile d'indiquer la signification, on a même conclu que la lymphe constitue le produit d'une activité sécrétoire de ces cellules endothéliales.

Le liquide qui sort des capillaires sanguins imbibe les tissus et arrose les cellules en activité ainsi que les autres formations protoplasmatiques, spécialement aussi le contenu des fibres musculaires et nerveuses. Tous ces éléments

puisent dans ce liquide la substance et l'énergie nécessaire à leur nutrition et au travail qu'ils produisent, et d'autre part, ils cèdent à ce liquide une partie des produits de leur métamorphose régressive. Toutefois, à ce dernier point, les cellules sécrétoires des glandes font exception.

L'oxygène ne se transporte pas seulement du sang vers les éléments fixes dans la même mesure qu'il se dissout dans la lymphe, qui coule très lentement; la même observation s'applique probablement aussi à diverses substances qui servent à la nutrition et qui ne pouraient suffire à cet usage continu, si elles étaient réduites au transport par le courant fort lent de la lymphe.

La lymphe qui se trouve dans les espaces des tissus parenchymateux se réunit de nouveau au milieu du tissu interstitiel dans des vaisseaux possédant une paroi propre et finit par se déverser de nouveau par le canal thoracique dans le courant circulatoire. D'après la nature des choses, on peut s'attendre à ce que la lymphe qui s'écoule de chacun des organes ait une composition essentiellement différente. Toutefois, la plupart de ces différences sont déjà effacées aux endroits où la lymphe devient accessible à l'observation. Mais une différence sensible existe entre le liquide d'un vaisseau lymphatique cutané d'un membre et la lymphe contenue pendant la digestion dans le canal thoracique, parce que cette dernière provient en partie du système lymphatique de l'intestin. Ce système, connu encore sous le nom de système des vaisseaux chylifères, apporte au courant du canal thoracique les substances absorbées dans l'intestin, spécialement la graisse, qui peut donner au contenu du canal thoracique l'aspect laiteux.

Sur le trajet des vaisseaux lympathiques sont intercalées les glandes lymphatiques, dans lesquelles la lymphe provenant de la périphérie est filtrée par des amas compactes de leucocytes.

La lymphe de l'homme présente toujours une réaction alcaline; elle est presque incolore, légèrement opalescente. Un tableau approximativement exact de sa composition est représenté par les chiffres suivants : dans 100 parties sont contenues : eau 95,0; substances fixes 5,0, qui se décomposent en fibrine 0,1, substances albuminoïdes 3,8 (albumine, sérine, globuline); substances extractives 0,3 (sucre, urée, etc.); sels 0,8 (sel marin, soude, traces de fer et phosphates de sodium, de calcium et de magnésium); substances graisseuses 0,1 (graisse neutre, savon, cholestérine. lécithine).

La lymphe pure ne se coagule que lentement et incomplètement lorsqu'elle est exposée à l'air; elle renferme des quantités insuffisantes de fibrinogène ; car

si on y ajoute du sang défibriné ou de la substance fibrinoplastique, il survient une coagulation rapide et relativement complète. Le coagulum, qui n'est jamais très ferme, se rétracte avec le temps en un caillot lymphatique et expulse du sérum lymphatique. Les filaments de fibrine tiennent emprisonnées une grande quantité de cellules lympathiques dont une partie, sans doute, ne sont que des globules blancs émigrés, tandis que l'autre partie comprend des éléments jeunes formés dans les glandes lymphatiques et qui se sont mêlés au courant lymphathique.

Comme gaz, la lymphe renferme seulement des traces d'oxygène libre, mais, d'autre part, jusqu'à 46 % en volume d'acide carbonique, dont une partie est combinée solidement à du sodium, et dont une autre partie se laisse extraire directement par la pompe à mercure.

Circulation du sang.

Pour que le sang serve à établir l'échange nutritif et calorique entre les surfaces du corps et les organes profonds, comme aussi entre les différents organes situés à distance les uns des autres, il faut qu'il exécute un mouvement continu au cours duquel il passe alternativement par un système largement ramifié de canalicules très étroits, et retourne ensuite dans un bassin commun où s'opère le mélange intime des divers sangs. Ce mouvement circulatoire, la circulation du sang, se fait dans un système de canaux à parois propres, le système vasculaire sanguin. Une certaine partie du sang sort continuellement de son système vasculaire sous forme de lymphe, pour pénétrer dans un autre système vasculaire dont les troncs possèdent des parois propres, analogues à celles des vaisseaux sanguins, mais qui prend son origine dans les espaces en forme de fentes existant entre tous les tissus mous du corps. Les parois de ces fentes sont tapissées par une couche de cellules endothéliales appartenant au tissu limitant. Parmi ces espaces lymphatiques se trouvent des fentes *séreuses* telles que les espaces existant entre les feuilles internes et externes de la plèvre et du péritoine, les cavités du système nerveux central, les chambres antérieure et postérieure de l'œil, peut-être aussi les cavités articulaires et les gaines tendineuses. On estime que la quantité du liquide qui circule dans les voies lymphatiques est environ 1/300e de celle renfermée dans le système vasculaire sanguin.

Le bassin central, auquel le liquide qui circule retourne toujours, est le cœur. L'arrêt du cœur détermine l'arrêt de la circulation du sang ; le mouvement du cœur doit donc être la cause du mouvement du sang.

Le cœur est formé principalement de substance musculaire; chez l'homme il pèse de 300 à 350 grammes. Ses fibres musculaires sont striées transversalement, dépourvues de sarcolemme et ramifiées; les cellules musculaires possèdent un noyau périphérique, et les ramifications des fibres voisines sont en contact intime par leurs surfaces terminales; il se forme ainsi un réseau continu de substance contractile. Il est démontré pour le cœur de la grenouille que les limites cellulaires arrêtent, comme les étranglements des fibres nerveuses myéliniques, le processus de mortification qui succède immédiatement à la section.

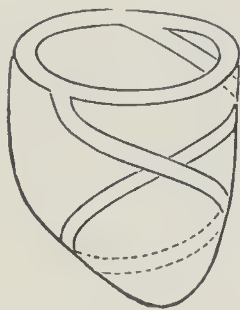
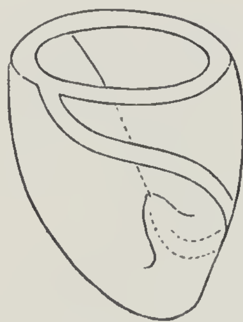
La masse musculaire creuse qui constitue le cœur est divisée en quatre compartiments, les deux oreillettes et les deux ventricules. La substance musculaire est complètement interrompue par l'arc fibro-cartilagineux, à la limite entre les oreillettes et les ventricules : mais les faisceaux des fibres musculaires des ventricules passent de la paroi de l'un à la paroi de l'autre comme aussi dans la cloison commune qui les sépare; la même observation s'applique aux oreillettes. Les parois des oreillettes droite et gauche ne sont pas très différentes; mais la paroi du ventricule gauche est de loin plus épaisse que celle du ventricule droit. Des lamelles conjonctives divisent les réseaux des fibres musculaires en faisceaux de fibres; la surface interne et externe du cœur est revêtue d'un endothélium (endocarde et péricarde). Les cavités des deux moitiés du cœur ont la même capacité, les oreillettes avec leurs appendices, nommés auricules, peuvent renfermer un contenu légèrement plus petit que celui des ventricules. L'anneau fibro-cartilagineux, qui est visible extérieurement à la limite auriculo-ventriculaire, envoie dans chaque moitié du cœur un prolongement circulaire, à bord échancré, recouvert par des replis de l'endocarde. Il forme ainsi les valvules auriculo-ventriculaires qui agissent comme soupapes lors de l'activité du cœur. La valvule droite possède sur son bord libre et échancré trois languettes principales et de ce chef prend le nom de valvule tricuspide; la valvule gauche est nommée pour un motif analogue valvule bicuspide ou mitrale. De la pointe des languetttes principales et accessoires des valvules



49.

partent des filaments tendineux qui se dirigent vers la paroi musculaire des ventricules. La paroi ventriculaire envoie à la rencontre des cordages tendineux les plus épais des prolongements musculaires, les papilles cardiaques ou musculaires. Outre les cordages tendineux qui s'étendent entre les extrémités des languettes et celles des papilles, il existe un grand nombre de cordages qui s'insèrent sur la face inférieure des valvules à une certaine distance de leur bord. Un courant liquide qui se dirige de la pointe du cœur vers sa base doit nécessairement enfler ces valvules d'une manière analogue à la voile tendue par des cordes, et comme les bords libres de la valvule viennent alors se toucher, le courant doit être coupé ; si le courant vient en sens contraire, il n'est pas arrêté par les valvules ; en définitive, les valvules sont des soupapes à voile.

La disposition des faisceaux de fibres du muscle cardiaque se comprend le mieux si on se représente le ventricule gauche comme la cavité proprement dite et si l'on considère la cavité cardiaque droite comme une simple fente dans la paroi, ce qui correspond du reste aux données embryologiques ; on peut dire alors que les fibres des couches musculaire externe et interne ont une direction entrecroisée, entre laquelle la direction des fibres des couches moyennes ménage la transition. On peut se représenter tous les faisceaux de fibres comme partant d'un côté de l'anneau fibro-cartilagineux et retournant à l'autre côté de cet anneau. Leur trajet lui-même peut s'effectuer de deux manières : ou bien les faisceaux enlacent le cône cardiaque en forme d'une spirale qui d'un côté descend de l'anneau, et de l'autre remonte vers lui, de sorte qu'ils décrivent approximativement la forme d'un 8, — ou bien ces faisceaux descendent en forme de spirale jusque près de la pointe du cœur, pénètrent à travers la paroi dans la cavité et contribuent ici à former les papilles dont les cordages tendineux et les parties valvulaires correspondantes peuvent être considérées comme la continuation vers l'anneau. Des couches musculaires minces provenant, d'une part, des parois auriculaires et, d'autre part, des parois ventriculaires, pénètrent jusqu'à une certaine distance dans les valvules auriculo-ventriculaires.



50.

La direction suivant laquelle les valvules auriculo-ventriculaires donnent passage au courant nous indique la direction suivant laquelle nous devons

partir du cœur et poursuivre le système vasculaire, si nous voulons nous diriger dans le même sens que le courant sanguin. A la limite auriculo-ventriculaire s'élève dans chaque ventricule une des deux artères principales, car les artères conduisent le sang du cœur, le centre des mouvements sanguins, vers la périphérie. Les deux troncs artériels principaux sont l'aorte pour le ventricule gauche, l'artère pulmonaire pour le ventricule droit; ces deux troncs donnent naissance à deux systèmes artériels, le plus souvent par des divisions dichotomiques qui se répètent environ trente fois; l'artère pulmonaire forme le système artériel des poumons, l'aorte celui de tout le reste du corps. En règle générale, la surface de section de chaque artère provenant d'une division est plus petite que la surface de section de l'artère avant sa division; mais cette dernière surface est généralement plus petite que la somme des surfaces de section des artères provenant de la division. Les artères iliaques font exception, car la somme de leur surface de section est plus petite que celle de l'aorte abdominale. Il y a d'ailleurs d'autres restrictions à faire dans cette conception d'ensemble; ainsi, la paroi des grosses artères donne naissance à des artères qui possèdent un diamètre plus petit, telles les artères intercostales de l'aorte et les arteriæ arteriarum; en outre, des branches de l'arbre artériel, plus ou moins éloignées des ramifications terminales, communiquent entre elles (artères collatérales). Les ramifications terminales des artères se continuent en un réseau vasculaire à anastomoses multiples, le système des vaisseaux capillaires.

En se réunissant de nouveau dans un sens opposé à celui dans lequel les artères se sont ramifiées, les vaisseaux capillaires forment le système veineux. Si on compare les veines et les artères ayant le même numéro d'ordre, on constate que la surface de section des veines est notablement plus grande. Deux organes glandulaires du corps possèdent, outre le système vasculaire capillaire proprement dit, une deuxième résolution de plus gros vaisseaux en vaisseaux capillaires et réunissent ces derniers en vaisseaux plus volumineux : ce sont d'abord les reins, où ce second système capillaire existe du côté artériel, puis le foie, où il existe du côté veineux.

Les gros troncs veineux s'abouchent dans les oreillettes : dans l'oreillette gauche, les veines pulmonaires, dans l'oreillette droite, les veines caves supérieure et inférieure, qui ramènent le sang de la circulation générale.

Comme les cavités des deux moitiés du cœur (dans la vie extra-utérine) sont complètement séparées par les cloisons des oreillettes et des ventricules, il faut que le sang retourne au moins deux fois au cœur et parte deux fois du

cœur, pour qu'il puisse revenir au même point du courant vasculaire. Le cœur droit et le cœur gauche occupent, dans l'ensemble du système circulatoire du sang, une position très éloignée; mais on comprendra plus tard que leur réunion en un seul organe est de grande importance. Une moitié de la circulation, qui s'étend du ventricule gauche à l'aorte, aux artères, aux capillaires et aux veines jusqu'à l'oreillette droite, constitue la *circulation générale* ou *grande circulation;* l'autre moitié, qui se dirige du ventricule droit vers les poumons, puis de ceux-ci vers l'oreillette gauche, forme la *circulation pulmonaire* ou *petite circulation.*

Les vaisseaux propres du cœur représentent des voix latérales par rapport à la grande circulation: ils comprennent les deux artères coronaires, qui naissent de l'aorte à son origine, puis des capillaires enlaçant les fibres musculaires du cœur et des veinules qui se réunissent en veines coronaires pour s'ouvrir directement dans l'oreillette droite. Pendant la vie extra-utérine de l'homme, la presque totalité du sang déversé dans la grande circulation arrive directement des poumons; toutefois, une petite quantité de sang, qui, en fait, ne joue aucun rôle, se déverse dans le ventricule gauche immédiatement après avoir été en contact avec des éléments tissulaires en fonction, à l'état de sang veineux. En effet, une petite partie des veines cardiaques s'abouche dans le cœur par les foramina Thebesii qui sont dispersés sur toute la surface interne, même celle du ventricule gauche; en outre, le sang des artères bronchiques ne retourne pas au cœur par les veines de la circulation générale, mais par les veines pulmonaires. Rappelons ici en passant que les artères pulmonaires renferment du sang veineux et que les veines pulmonaires renferment du sang artériel.

Dans les parois des vaisseaux, on distingue trois couches, les tuniques interne, moyenne, externe ou adventice; les éléments qui servent à leur formation sont du tissu conjonctif, du tissu élastique, des fibres musculaires lisses et des cellules endothéliales. Ces dernières sont des éléments protoplasmatiques aplatis, à noyaux, se touchant par leur périphérie polygonale et formant une couche continue qui tapisse intérieurement tout le système vasculaire. Elles constituent l'élément principal de la tunica intima et forment même à elles seules toute la paroi propre des capillaires.

Les fibres musculaires lisses ont généralement une disposition circulaire, se retrouvent surtout dans la tunique moyenne et sont particulièrement développées dans les artères moyennes et petites, très faiblement dans les plus petites artères et veines. La musculature lisse fait défaut dans les capillaires,

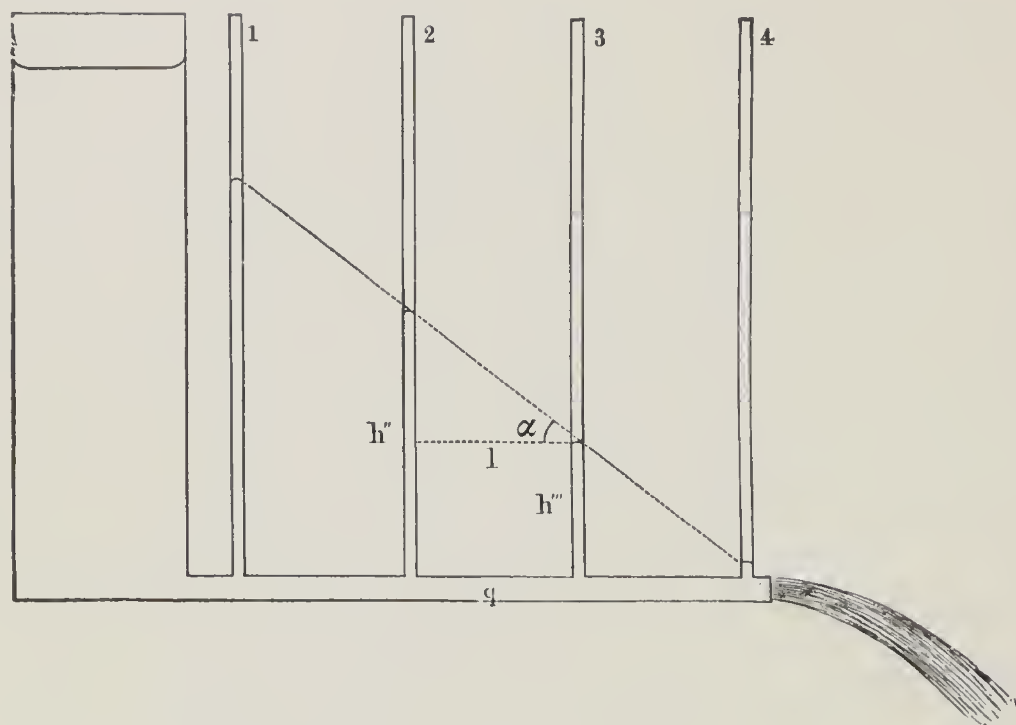
dans la première partie de l'aorte et de l'artère pulmonaire, dans les veines de la rétine, des os et du système nerveux central, ainsi que dans les gros troncs veineux dont les extrémités, au voisinage des oreillettes, renferment une musculature striée au lieu de fibres lisses. Le tissu élastique est le plus développé dans les gros troncs artériels, spécialement dans l'aorte.

A l'origine des gros troncs artériels et sur presque tout le parcours des veines et des vaisseaux lymphatiques existent des valvules qui proéminent dans la lumière du vaisseau et agissent comme soupapes dans la même direction que les valvules auriculo-ventriculaires. Ce sont pour l'aorte et l'artère pulmonaire les valvules semi-lunaires, formées par trois lamelles en forme de poche, dont le bord fixe, en forme de parabole, pénètre inférieurement jusqu'à la paroi musculeuse du ventricule; chacune de ces lamelles présente vers le milieu de son bord libre un petit épaississement *(nodulus Arantii)*, et de part et d'autre une partie amincie sous forme de demi-lune *(lunulae)*, qui s'étend jusqu'au point d'insertion. Si on verse dans la première moitié de l'aorte ou de l'artère pulmonaire de l'eau mise sous une pression suffisante, les bords libres des valvules s'appliquent les unes contre les autres et forment ainsi une figure régulière à trois rayons dont le centre est occupé par les nodules. Les lunules surtout s'appliquent si intimemement les unes contre les autres qu'elles ne laissent point passer d'eau. Chacune des valvules décrit un espace en forme de poche dont la paroi externe est constituée par la paroi vasculaire et qui forme le *sinus Valsalvæ*. Si on pousse de l'eau dans un de ces vaisseaux par le côté du cœur, les bords des valvules s'écartent les uns des autres et se projettent en dehors, sans s'appliquer toutefois (à cause des sinus de Valsalva) contre la paroi vasculaire; dans deux de ces sinus aortiques, vis-à-vis du bord supérieur des valvules, prennent naissance les artères coronaires.

Les valvules des vaisseaux veineux et lymphatiques sont construites d'après un type analogue, mais plus simple; elles constituent ordinairement des poches placées en face l'une de l'autre, qui empêchent le liquide de refluer du cœur vers la périphérie. Elles existent dans les gros troncs vasculaires lymphatiques et dans les veines de la circulation générale, spécialement celles des extrémités.

Afin d'exposer clairement les notions nécessaires à cette étude de la circulation, adressons-nous d'abord à une expérience schématique. Un spacieux réservoir d'eau est muni à son extrémité inférieure d'un tuyau horizontal long et fort, possédant partout le même diamètre; tout près de son origine, ce tuyau porte un tube vertical en verre et de là en allant jusqu'à son extrémité, encore

plusieurs autres tubes implantés à des distances identiques. Une disposition appropriée permet de conserver le réservoir rempli d'eau toujours jusqu'à un même niveau; l'eau s'écoule alors à l'extrémité du tube horizontal avec un jet



51.

uniforme; le niveau d'eau du premier tube (1) est notablement plus bas que celui du réservoir, celui du dernier tube est tout à fait en bas, et les niveaux de tous les autres tubes sont situés sur une ligne droite qui réunit les niveaux du premier et du dernier tube. Si on mesure la quantité de liquide qui s'écoule dans l'unité de temps, par exemple en 1'', on obtient le facteur qu'on appelle intensité du courant. Ce facteur nous indique quelle est la quantité de liquide qui passe en l'unité de temps par une section quelconque du tube d'écoulement. L'intensité du courant permet de calculer la vitesse moyenne des particules liquides qui coulent; à cet effet, il suffit de mesurer la longueur du segment de tube qui peut contenir la quantité de liquide s'écoulant en 1''. Un cylindre liquide de cette longueur (l) qui au début de la seconde a juste atteint l'ouverture du tuyau, a quitté celui-ci à la fin de cette seconde. Le cylindre liquide se meut donc avec la vitesse de 1 centimètre par seconde. Il s'ensuit directement que la vitesse moyenne pour une intensité de courant uniforme doit être proportionnelle à la section du tuyau et inversement proportionnelle avec des tuyaux de grandeur différente. La vitesse mesurée de cette manière n'est pas celle avec laquelle chacune des particules se meut, mais la vitesse moyenne de toutes les particules; en effet, l'expérience enseigne que la vitesse est plus grande dans les couches centrales du courant que dans les couches périphériques.

Pour nous faire une idée exacte sur la cause du mouvement, examinons la colonne liquide, comprise dans le tuyau d'écoulement, entre les deux tubes voisins 2 et 3. Les surfaces terminales verticales de cette colonne subissent chacune, dans la direction axiale et vers l'intérieur de la colonne, une pression qui est égale au poids d'une colonne d'eau ayant même section et la hauteur du niveau de l'eau dans les tubes piézométriques (h'' et h'''). Comme excès de la pression dans la direction du courant, il reste donc le poids d'un cylindre d'eau ayant comme base q et comme hauteur h''-h''', donc comme volume $q (h'' - h''')$. Ce poids mesure la force accélératrice qui agit sur la masse du liquide entre les deux piézomètres. Cette masse est proportionnelle au volume, c'est-à-dire à la valeur ql, l mesurant la distance qui sépare les deux tubes. L'accélération doit être d'autant plus grande que $q (h'' - h''')$ est plus grand, et ql plus petit, c'est-à-dire d'autant plus grande que la différence de pression dans les deux piézomètres est plus grande par rapport à leur distance. Ce rapport se nomme charge ou chute du courant liquide. On juge le plus facilement de la grandeur de la chute d'après l'angle que forme avec l'horizon la ligne qui relie le niveau des deux piézomètres ; si on désigne cet angle par α, alors

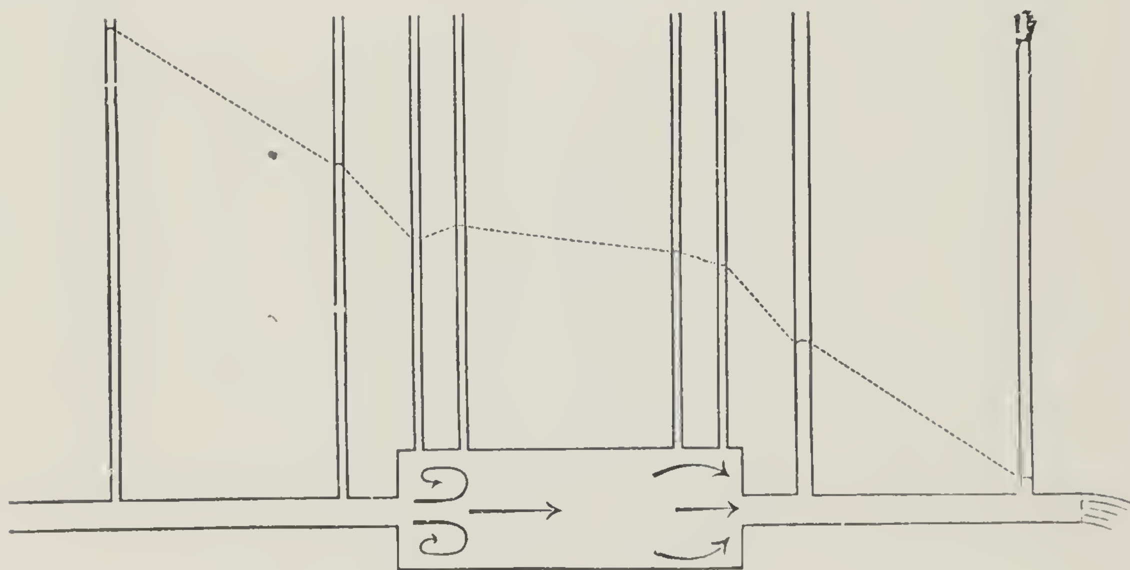
$$\frac{h'' - h'''}{l} = \text{tg}\, \alpha.$$

La chute mesure une force uniformément accélératrice, qui devrait, si elle agissait seule, déterminer un écoulement accéléré. Mais l'observation directe nous apprend, et la mensuration le confirme, que l'intensité du courant, et par conséquent aussi la vitesse moyenne, reste constante si les conditions d'expérience ne sont pas modifiées. Il faut donc que d'autres forces agissent en sens inverse de celui de la force accélératrice ; on les appelle résistance du courant. Elles résident surtout dans le frottement qui se produit entre le liquide et la paroi du tuyau, ainsi qu'entre les couches liquides mues avec une vitesse différente ; par ce frottement, le mouvement de translation de masse se transforme en mouvement moléculaire irrégulier, c'est-à-dire en chaleur.

On peut juger de l'influence que diverses conditions exercent sur l'intensité de la résistance du courant, si on établit d'abord dans le même tuyau diverses intensités de courant et si on mesure, à l'origine et à l'extrémité du tuyau, les différences de pression qu'il a été nécessaire d'établir. On a prouvé ainsi que la résistance augmente proportionnellement à la vitesse du courant. Si on compare les tuyaux de forme et de dimension différentes, dans lesquels on établit des intensités de courant égales, on observe, il est vrai, que la vitesse n'est pas la même pour les tuyaux de sections différentes ; mais comme l'influence

de la vitesse est connue, on peut cependant, en mesurant la chute, tirer des conclusions sur l'influence des autres conditions; on a trouvé ainsi que les résistances dans les tuyaux ayant la largeur des troncs vasculaires jusqu'à environ 1/4 de millimètre de diamètre, sont inversement proportionnelles au carré des diamètres, et que, pour des tuyaux plus étroits, elles augmentent encore d'après une plus grande puissance. On comprend que les résistances s'accroissent proportionnellement à la longueur du tuyau; elles sont plus grandes dans les tuyaux courbés que dans les tuyaux droits et ne semblent être nullement influencées par la substance de la paroi du tuyau, mais dépendre à un haut degré de la viscosité du liquide; aussi le courant du sang rencontre une plus grande résistance que celui de l'eau.

Si on confectionne un système de tuyaux qui dérive, d'une part, d'un tuyau afférent unique et qui, d'autre part, se termine également dans un seul tuyau efférent, qui présente des rétrécissements et des élargissements subits, dont se détachent sous différents angles des branches symétriques, on observe que les piézomètres, adaptés d'une manière appropriée, indiquent une chute très variée. L'intensité du courant restant la même, la chute ou la charge constitue une mesure pour les résistances qui sont à vaincre entre les piézomètres en question. Dans les parties indivises du système, l'intensité du courant doit être égale, à cause de la rigidité de la paroi. Il en est de même pour les segments des tuyaux qui sont séparés de part et d'autre des branches les plus fines par un nombre égal de



52.

ramifications. Un tel système permet de démontrer qu'il existe des résistances spéciales aux endroits d'élargissement, de division et de réunion des voies du courant; la nature de ces résistances est encore très peu expliquée. La résis-

tance aux endroits de ramification du courant croît avec l'angle que les branches forment entre elles.

Des élargissements et des rétrécissements subits (sans ramifications simultanées) n'existent pas normalement dans le système vasculaire, à part le cœur où l'écoulement se fait sous des conditions spéciales. On peut se servir d'un tube en verre présentant un élargissement subit pour démontrer l'existence de tourbillons, analogues à ceux qui ont de l'importance pour le jeu des valvules du cœur, quoique ces deux tourbillons aient une cause différente. Si l'on a implanté sur la partie élargie du tube en verre quatre tubes à niveau, dont deux se trouvent tout près des deux extrémités de l'élargissement et dont les deux autres se trouvent entre les premiers et dans leur voisinage, comme le montre la fig. 52, on observe que le niveau du premier tube est moins élevé que celui du deuxième ; la chute est donc ici négative. Mais, comme le liquide se meut seulement des points de plus grande pression vers ceux de moindre pression, il faut qu'il existe ici un mouvement en sens contraire qui s'infléchit de nouveau dans le tourbillon suivant la direction normale du courant. Si on ajoute à l'eau un peu d'ambre pulvérisé, on peut observer directement ce mouvement de tourbillon. Entre les piézomètres moyens, l'influence perturbatrice des mouvements en tourbillon n'existe pas, et, comme la section est ici plus grande, la chute y est plus petite que dans le tuyau avant son élargissement ; entre le troisième et le quatrième tube survient une chute plus intense qui est positive.

Afin de simplifier la représentation des phénomènes, on peut considérer le système vasculaire de la grande circulation comme un système symétrique de tuyaux qui se divisent et se réunissent de nouveau dichotomiquement ; si on s'imagine un tel système tendu le long d'une ligne d'abscisse rectiligne, les artères étant à gauche et les veines à droite, on voit que le nombre des courants partiels sectionnés par les plans de l'ordonnée s'accroît en progression géométrique jusqu'au milieu du système ; la somme totale des surfaces de section des vaisseaux rencontrés par ces différents plans, s'accroît dans une proportion un peu moindre, mais toutefois, encore très notable. L'intensité totale du courant doit être égale dans tous les plans des ordonnées du système. En effet, si par un plan d'une ordonnée il passe, dans l'unité de temps, une quantité de sang plus grande que celle qui coule par un plan situé plus à droite, il faudra que le liquide s'accumule entre les deux plans, ce qui est impossible sans produire une modification dans la largeur des tuyaux, modification qu'il convient d'exclure pour le moment. L'intensité du courant restant la même, la vitesse

moyenne est inversement proportionnelle à la section totale ; la vitesse moyenne diminue donc de plus en plus depuis l'aorte jusqu'aux capillaires, pour augmenter ensuite et notablement dans les veines ; toutefois, du côté droit de la ligne médiane du système, elle reste toujours moins grande qu'aux endroits correspondants du côté gauche, parce que la section des veines est supérieure à celle des artères.

Nous ne pouvons établir, avec la même certitude, les données concernant la forme qu'affecte la courbe de la chute ; il faut évidemment que la pression mesurée par les piézomètres soit au maximum à l'origine, au minimum à la terminaison des grands troncs veineux. A ce dernier niveau elle est même au-dessous de zéro, ainsi que l'expérience l'apprend. Si les résistances étaient distribuées d'une manière symétrique, il faudrait que la pression dans les capillaires corresponde environ à la moitié de la pression qui existe dans l'aorte. Mais, en ce qui concerne la distribution des résistances, deux opinions opposées sont en présence, au sujet desquelles l'expérience ne permet pas encore de se prononcer d'une manière certaine. D'après l'une des deux opinions, les résistances qui jouent le plus grand rôle se rencontreraient dans le système vasculaire aux endroits où les courants partiels se réunissent à nouveau, par conséquent, dans la partie veineuse du système capillaire et dans les veines. En comparaison de ces résistances spéciales qui existent aux points de réunion, on pourrait négliger les résistances de frottement que le courant sanguin rencontre dans son parcours ; on devrait s'attendre, d'après cela, à trouver dans les capillaires une pression sanguine peu inférieure à celle qui règne dans l'aorte.

Il est surtout difficile de porter un jugement sur l'influence qu'exercent les ramifications du système vasculaire sur la distribution des résistances, parce que cette influence est soumise à l'action de deux facteurs ayant un effet opposé. La diminution du diamètre de chacun des tuyaux progresse à mesure que le nombre des ramifications augmente, et elle détermine une augmentation de la résistance d'autant plus considérable qu'on s'éloigne davantage de l'aorte. Mais à mesure que le diamètre de chacun des courants partiels diminue, la section totale de tous les courants de même ordre augmente ; cette augmentation affaiblit la vitesse du courant et les résistances. On peut juger lequel de deux facteurs prédomine et dans quelle mesure, lorsqu'on connaît le rapport moyen entre la section de chacun des tuyaux formés par une division et la somme des sections des tuyaux divisés (coefficient de division). Le coefficient de division doit se trouver entre 1 et $^1/_2$, puisque, d'une part, la section de chacun des tuyaux

diminue par la division et que, d'autre part, la somme des sections augmente. Par un raisonnement mathématique, on peut démontrer que l'influence de la ramification sur l'augmentation de la résistance prédomine d'autant plus que la valeur du coefficient de division est plus voisine de sa limite inférieure ; en outre, que l'influence sur la diminution de la résistance prédomine d'autant plus que la valeur du coefficient de division s'approche de 1. Il faut donc qu'il existe, pour le coefficient de division, une valeur moyenne où l'influence de la ramification des tuyaux sur la résistance est nulle. Nous pourrions calculer la valeur réelle du coefficient de division (dans la supposition que le système soit symétrique), en nous basant sur la connaissance des données fondamentales suivantes concernant le système vasculaire et le courant sanguin : premièrement, section et longueur de l'aorte ; deuxièmement, valeur moyenne de la section et de la longueur de tous les capillaires ; troisièmement, vitesse du courant dans l'aorte et dans les capillaires. Si on attribue à ces différents termes les valeurs qui s'accordent le plus possible avec les expériences, on obtient, pour coefficient de division, une valeur où l'influence de la ramification, qui augmente la résistance, doit prédominer considérablement. D'après cela, nous devrions considérer comme cause principale des résistances dans le système vasculaire, un frottement qui augmente à mesure que les voies se ramifient, et, comme les résistances de frottement doivent être distribuées à peu près symétriquement dans le système vasculaire, nous évaluerions la pression dans les capillaires à la moitié de la pression aortique.

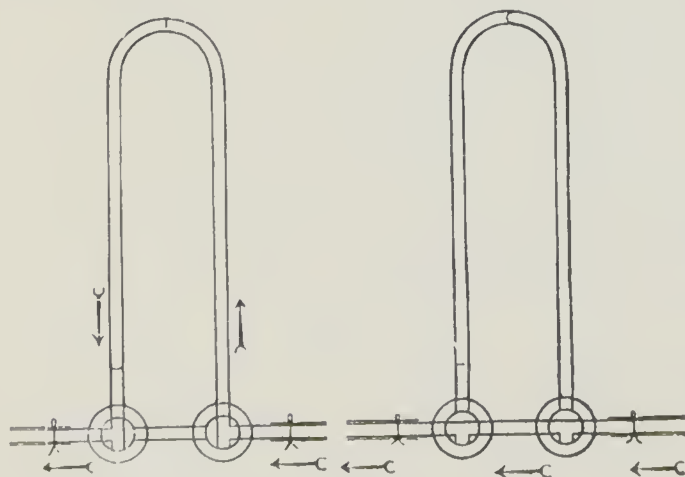
Si nous passons à l'examen des valeurs absolues qui sont admises pour chacun des facteurs de la circulation, nous devons à nouveau partir de l'intensité du courant. On peut se faire une idée de l'intensité du courant dans l'aorte, si l'on connaît la quantité de sang que déverse dans l'aorte chaque contraction du ventricule cardiaque et le nombre des contractions cardiaques dans l'unité de temps.

Chaque ventricule du cœur humain en relâchement peut contenir environ 180 centimètres cubes de liquide; on peut constater que le cœur bat en moyenne 72 fois par minute; donc si l'on admet que le ventricule gauche se remplit complètement à chaque diastole et se vide complètement par chaque systole, il y aurait donc 13 litres par minute, ou 216 centimètres cubes à la seconde, passant par la section de l'aorte.

Pour calculer la vitesse moyenne du courant sanguin dans l'aorte, en se basant sur l'intensité du courant, il faut que nous connaissions la section du tuyau : or, les anatomistes indiquent comme diamètre de la base de l'aorte

chez l'homme 28 millimètres; la surface serait donc d'environ 6 centimètres carrés, et on obtient pour la hauteur d'un cylindre ayant cette section et un contenu de 216 centimètres cubes, une valeur de 36 centimètres. Telle serait la valeur de la vitesse absolue moyenne par seconde que possède le sang dans la première partie de l'aorte de l'homme, si les valeurs employées dans le calcul ont été exactement estimées. Mais il y a lieu de faire remarquer que l'aspect d'un cœur mis à nu chez l'animal vivant et observé en activité, rend très peu probable que le ventricule se remplisse d'une manière maximale entre deux contractions. En se basant encore sur d'autres raisons, on est arrivé à admettre que la quantité de sang déversée dans l'aorte par chaque contraction cardiaque est beaucoup plus petite (70 centimètres au lieu de 180).

Jusqu'ici nous avons toujours compris par intensité du courant, la quantité de sang qui traverse dans l'unité de temps chaque section totale du système vasculaire ; il faut avoir toujours à présent l'esprit que cette intensité du courant est partout la même, quel que soit l'endroit sur lequel on se figure que la section totale ait porté, du moins aussi longtemps que le sang ne s'accumule pas dans une partie du circuit aux dépens du contenu du reste. Ainsi, l'intensité du courant dans l'artère pulmonaire ne pourrait être plus grande que dans l'aorte que pour un court espace de temps; sans cela des quantités de plus en plus grandes de sang devraient s'accumuler dans le district vasculaire des poumons. En fait, dans les conditions normales, l'intensité du courant est toujours la même dans l'aorte et l'artère pulmonaire, parce que les deux ventricules ont même capacité et fournissent même nombre de contractions. Mais l'intensité du courant rapportée à la section totale ne doit pas être confondue avec l'intensité de courant dans chacune des branches de ramification du système vasculaire; cette dernière intensité est évidemment très différente aux divers endroits. L'intensité du courant dans les artères superficielles de la grande circulation est accessible à la mensuration directe ; la méthode la plus simple consiste à intercaler dans l'artère un court tube en verre muni d'une voie latérale en forme d'U renversé et d'un système de robinets; ces derniers permettent de faire passer d'abord le courant sanguin en ligne droite à travers le court



53.
Hémodromomètre de Volkmann.

tube de verre, puis de fermer instantanément celui-ci et de faire passer le courant sanguin à travers le tube en U. La branche de ce tube qui est tournée vers le cœur est remplie d'huile, tandis que l'autre renferme une solution de sel marin à 0,6 %; ce tube porte une première marque au niveau où l'huile et la solution physiologique se touchent, puis encore une seconde marque (fig. 53). Le sang qui arrive de l'extrémité centrale de l'artère refoule l'huile qui pousse devant elle une quantité égale de la solution salée et la fait passer dans le bout périphérique de l'artère ; on mesure le temps qui s'écoule depuis le moment où on tourne le robinet jusqu'au moment où l'extrémité antérieure de l'huile passe devant la seconde marque. A ce moment, on tourne une seconde fois le robinet pour rétablir ainsi les rapports primitifs de circulation; de cette manière la solution inoffensive de sel de cuisine, et non pas l'huile, pénètre dans le système vasculaire de l'animal. Le volume du tube entre les deux marques est connu, et on apprend ainsi quelle quantité de sang a traversé la section de l'artère dans le temps mesuré. Si on détermine en outre, par une mensuration directe, la section de cette artère, on peut calculer la moyenne de la vitesse absolue dans cette artère. Cette méthode donna pour le cheval une vitesse de 30 centimètres dans la carotide, de 23 centimètres dans la maxillaire, de 5,5 centimètres dans la métatarsienne.

Comme la section totale du système artériel au niveau de la carotide est plus grande que celle de l'aorte, on pourrait s'attendre à une vitesse encore plus grande dans cette dernière. Si on évalue cette vitesse en se basant sur les rapports des sections et si on déduit, de la valeur ainsi obtenue et de la section mesurée de l'aorte, l'intensité du courant de cette dernière, on obtient, comme volume du courant correspondant au temps d'une contraction, 1/400e du volume du corps, ce qui donne de nouveau, pour l'homme, environ 180 centimètres cubes, c'est-à-dire toute la quantité de liquide qu'un ventricule peut contenir. Mais si nous tenons compte de l'observation formulée plus haut et des considérations que nous émettrons dans la suite, nous devrons admettre que le volume de sang correspondant à chaque contraction du cœur est beaucoup plus petit, soit environ 70 centimètres cubes. La contradiction apparente s'explique probablement de la manière suivante : en nous basant simplement sur les rapports de surfaces, nous ne sommes pas autorisés à évaluer la vitesse dans l'aorte par la vitesse mesurée dans la carotide; dans cette dernière, la vitesse peut être plus grande que dans l'aorte ascendante, parce que le courant sanguin de ce vaisseau peut se partager différemment entre la brachio-céphalique et l'aorte descendante. Cela peut résulter de ce que le courant sanguin rencontre

nécessairement une résistance particulière dans la grande modification de direction déterminée par l'arc aortique, et aussi parce que les résistances totales dans le domaine où l'artère innominée se distribue, peuvent être moindres que dans le domaine de l'aorte descendante.

La vitesse des globules sanguins dans les capillaires de quelques organes, spécialement chez la grenouille, est mesurée directement sous le microscope; l'observation microscopique de la circulation sanguine s'institue le mieux sur le mésentère, la membrane interdigitale, le poumon, la langue et la membrane nictitante de la grenouille, ainsi que sur la queue du têtard; ce dernier organe donna, comme vitesse des globules sanguins dans les capillaires, environ 1/2 millimètre par seconde. En faisant ces observations, on a d'abord l'impression d'une vitesse bien plus grande ; mais il faut avoir présentes à l'esprit deux données : que la vitesse représente le quotient de la longueur par le temps, et que le microscope agrandit la longueur seule, non le temps. Pour l'homme normal, on admet que la vitesse du sang dans les capillaires est un peu plus grande que celle mesurée chez les animaux à sang froid dans des circonstances où la circulation peut être plus ou moins troublée; on estime donc cette vitesse chez l'homme à 3/4 de millimètre par seconde. D'après cette valeur, la section totale du système capillaire de la grande circulation doit être estimée environ 500 fois plus grande que la section de l'aorte ascendante (6 centimètres carrés $\times$ 500 = 3000 c. c.).

L'examen attentif de la circulation sanguine sous le microscope est encore instructif à divers autres points de vue; on peut installer des endroits où l'on voit simultanément les artères, les veines et les capillaires correspondants; quoique la section des deux premières catégories de vaisseaux soit beaucoup plus grande que celle de chaque capillaire, on observe que la vitesse du sang dans les premiers comparée à celle dans les capillaires, est torrentielle, parce que la section totale de ces derniers est bien plus grande. La vitesse apparente dans les capillaires, la circulation étant aussi normale que possible et le grossissement étant considérable, n'est pas si rapide que le regard ne puisse suivre facilement chaque globule sanguin et acquérir ainsi une représentation de ses propriétés physiques. Quoique les capillaires les plus étroits soient assez larges pour laisser passer chaque globule sanguin sans le déformer, les globules blancs en restant accolés à la paroi n'en forment pas moins, de temps à autre, des passages rétrécis; pour franchir ces détroits, chaque disque sanguin s'étire en longueur, mais, aussitôt après le passage, il reprend sa forme normale; il arrive aussi qu'un disque sanguin bute justement sur l'éperon

d'un vaisseau qui se bifurque, qu'il se met à cheval sur cet éperon et s'étire en forme de bissac; tantôt l'une, tantôt l'autre partie de ce bissac est attirée davantage dans l'un des capillaires; puis le disque sanguin, étiré parfois en son milieu en un mince filament, finit par glisser et reprend aussitôt sa forme normale. La différence de vitesse dans le courant axial et la couche périphérique du courant s'observe le mieux sur les petites veines et artères.

L'expérience schématique décrite plus haut apprend comment on mesure la pression en un endroit déterminé du tuyau d'écoulement par la hauteur d'une colonne liquide immobile qui est tenue en équilibre dans un tube piézométrique (manomètre) implanté latéralement sur l'endroit indiqué. L'unité de surface de la paroi du tuyau d'écoulement subit dans la direction radiale une pression qui correspond au poids d'une colonne liquide ayant la hauteur observée dans le piézomètre et comme section l'unité de surface. Cette même pression s'exerce dans toutes les directions sur chaque unité de section du liquide qui remplit le tuyau d'écoulement.

On s'est habitué à représenter en unités de longueur la pression interne ou la pression contre la paroi des vaisseaux sanguins, nommée par abréviation *pression sanguine*; en effet, cette pression est exprimée par la longueur de la colonne liquide qui est tenue en équilibre dans le tube gradué. Si on connaît, en outre, le poids spécifique du liquide de cette colonne (eau, mercure), on possède toutes les données nécessaires pour calculer en poids la pression exercée sur l'unité de surface. C'est pourquoi il faut ajouter, au chiffre qui exprime en centimètres ou en millimètres la hauteur de la pression sanguine, l'indication du liquide (eau ou mercure etc.). Il n'est pas nécessaire d'indiquer la section du tube gradué; car une colonne liquide de hauteur déterminée et d'une section quelconque exerce la même pression sur chaque unité de surface, quelle que soit l'orientation de cette dernière dans l'intérieur ou à la périphérie de la masse liquide avec laquelle cette colonne communique.

Le fait fondamental de la prédominance considérable que possède la pression du système artériel sur celle du système veineux se démontre facilement chez les animaux vivants, en intercalant dans une artère et dans une veine un simple piézomètre en verre. Comme conséquence, le sang doit couler des artères vers les veines, par la voie des capillaires. Que le courant sanguin possède cette direction, cela ressort déjà, comme nous disions plus haut, de la direction dans laquelle les valvules cardiaques s'ouvrent; on peut enfin observer directement sous le microscope que le sang dans les tissus vivants se meut dans ce sens; on voit, en effet, que le sang qui se trouve dans les vaisseaux reconnus comme

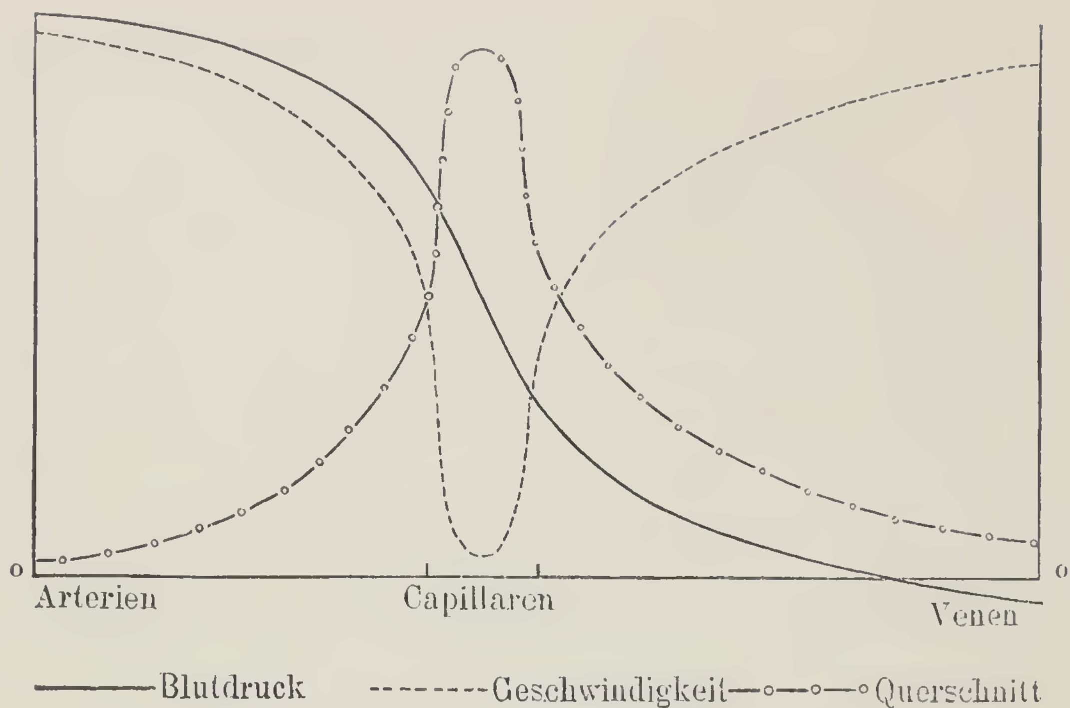
artères d'après leur constitution histologique, se dirige vers les capillaires et s'écoule ensuite vers les veines.

Si l'on veut mesurer exactement la pression sanguine, on ne se sert pas de simple tubes à niveau, afin de ne pas soutirer à l'animal la quantité de sang nécessaire pour remplir ces tubes ; on se sert plutôt de tubes recourbés en U, remplis partiellement de mercure, et dont une branche communique avec la canule liée dans l'artère. Ce tube intermédiaire, ainsi que la branche du tube en U avec laquelle il est relié, est rempli jusqu'au niveau du mercure d'une solution concentrée de soude, pour empêcher la coagulation du sang qui pénètre dans le tube intermédiaire. La masse de mercure qui communique ainsi avec la colonne sanguine présente un mouvement rythmique qui rend difficile la lecture d'une valeur moyenne sur l'échelle du manomètre. Si l'on établit un rétrécissement sur le trajet du tube intermédiaire, on réduit ces oscillations à un minimum, sans influencer l'exactitude de l'appréciation de la pression moyenne. Le diamètre de la section du manomètre ne peut pas avoir une grandeur telle que le volume qui correspond au changement du niveau survenant lors de la mensuration, constitue une fraction notable du volume de sang contenu dans le système vasculaire de l'animal en expérience. Ce serait déjà le cas pour les artères, même avec un manomètre à petit diamètre, si, au lieu de mercure, on voulait se servir d'eau. Au contraire, pour mesurer la pression sanguine dans les veines, il est préférable d'employer l'eau parce que les écarts du manomètre à mercure seraient trop petits pour se prêter à des mensurations exactes.

Si l'on mesure simultanément chez le même animal la pression dans deux des artères, qui de quelque manière se prètent à cette expérience, on n'observe pas de différence sensible pour la pression moyenne; la chute de la pression est donc faible depuis l'origine de l'aorte jusqu'aux artères moyennes ; il en est de même pour les résistances, mais non, nous le répétons encore une fois ici, pour la vitesse absolue moyenne qui, à l'extrémité des grosses artères, est déjà notablement moindre que dans l'aorte. Dans diverses conditions, qui seront signalées plus loin, la pression artérielle moyenne peut varier dans des limites très étendues chez le même animal ; dans les conditions à peu près normales cette pression équivaut chez le chien à environ 150 millimètres de mercure, chez le lapin à environ 80 millimètres; on estime qu'elle est un peu plus élevée chez l'homme que chez le chien, et on l'évalue à 200 mm. de mercure. Naturellement il n'est pas possible de mesurer chez l'homme la pression artérielle sanguine d'après les méthodes en usage chez l'animal. Mais pour les artères superficielles et s'étendant sur un plan osseux, telle que l'artère

temporale superficielle, on peut déterminer approximativement la pression sanguine de la manière suivante : on comprime le vaisseau à l'aide d'une capsule solide remplie de mercure et dont la base est fermée par une membrane ; cette capsule porte un piézomètre en verre dans lequel le mercure monte à mesure que la compression augmente ; si à l'aide du doigt on contrôle en même temps la modification rythmique, très sensible, de pression et de volume (pouls) de l'artère temporale au-delà du point de compression, on observe que le pouls devient de plus en plus faible à mesure que la compression augmente, pour disparaître quand le mercure atteint une certaine hauteur dans le piézomètre. En ce moment la pression dont l'unité de surface de la paroi vasculaire est chargée, dépasse justement d'un minimum la pression que le sang exerce sur cette même unité de surface lors du maximum des élévations pulsatiles. Toutefois, la pression exercée extérieurement sur la paroi vasculaire ne correspond pas exactement à la pression du mercure dans le piézomètre ; en effet, cette dernière doit, avant de pouvoir agir sur la paroi vasculaire, tendre les tissus intermédiaires. D'après l'épaisseur et la résistance de ces tissus on obtient des hauteurs de mercure qui dépassent plus ou moins la valeur maximale atteinte par la pression sanguine. Cette méthode *sphygmomanométrique* est donc moins appropriée à mesurer la valeur réelle de la pression sanguine existante, qu'à nous renseigner sur les modifications de pression qui surviennent chez la même personne par l'effet de modifications de l'état de santé ; à cet effet, il doit encore être admis que l'épaisseur et la résistance des tissus extérieurs ne se modifient pas notablement pendant la durée de l'expérience, ce qui pourtant arrive lorsque la nutrition se modifie.

Nous avons expliqué déjà (p. 364) pourquoi actuellement nous ne pouvons rien dire de certain sur la distribution des résistances à partir des artères moyennes jusqu'aux veines moyennes. A la question très importante de savoir quelle est la valeur de la pression sanguine dans les capillaires où le sang développe son action, on ne peut donc répondre qu'avec réserve ; toutefois, la plus grande probabilité tend à faire évaluer la pression sanguine dans les capillaires à la moitié environ de la pression aortique ; la pression sanguine possède encore une valeur légèrement positive dans les veines des extrémités, mais elle prend un signe négatif dans les troncs veineux principaux ; d'où il faut conclure à l'existence d'une force d'aspiration partant du centre circulatoire.



54.

Les courbes de la figure 54 permettent de jeter un coup d'œil d'ensemble sur les relations fondamentales qui entrent en ligne de compte pour la distribution de la pression sanguine, la vitesse et la section, dans chacune des parties de la grande circulation (artères, capillaires et veines).

La pression sanguine de l'artère pulmonaire est notablement inférieure à celle de l'aorte ; elle en représente seulement les 2/5 environ ; aussi, la pression sanguine dans les capillaires pulmonaires doit être plus petite que dans les capillaires de la grande circulation. Quant à sa valeur absolue, il y aurait ici à répéter ce que nous disions tantôt ; la pression dans les troncs veineux pulmonaires présente une valeur légèrement négative. En présence de la grande différence entre la pression qui règne dans l'aorte et celle qui existe dans l'artère pulmonaire, faisons remarquer, encore une fois, que néanmoins l'intensité du courant doit être la même dans les deux vaisseaux ; là où la même quantité de liquide coule dans l'unité de temps sous une chute plus petite, il faut que les résistances soient plus faibles ; or, que les résistances dans la circulation pulmonaire soient moindres que dans la circulation générale, cela ressort déjà clairement des données de l'anatomie descriptive.

On s'est demandé combien de temps il faudrait à une portion de sang pour exécuter un parcours complet à travers le cœur, le pounon, une seconde fois le cœur et les organes du corps, pour revenir enfin vers le cœur ; on a cherché, entre autres, à déterminer ce temps en injectant dans une veine de la grande circulation, en un moment exactement déterminé, un mélange étran-

ger, tel que le ferrocyanure de potassium ou un échantillon de sang possédant des globules rouges différemment conformés ; on recueille séparément, de seconde en seconde, le sang qui s'écoule uniformément de la même veine de l'autre moitié du corps ; le numéro d'ordre de l'échantillon de sang dans le sérum duquel la recherche avec du chlorure ferrique et l'acide chlorhydrique décèle la *première* coloration bleue, ou bien dans lequel on constate *pour la première fois* la présence de globules rouges étrangers, indiquerait la valeur cherchée. On a déterminé ainsi, pour une série d'espèces animales différentes, ce qu'on nomme *durée de la circulation* ; or, on est arrivé au résultat qu'elle correspond, en général, au temps pendant lequel, chez chaque espèce d'animaux, environ 27 contractions cardiaques sont exécutées ; d'après cela, on l'évalue chez l'homme à un peu plus de 20 secondes. Au fond, la durée dite de la circulation indique le temps exigé par une particule de la substance ajoutée au sang pour exécuter une fois le circuit complet, et cela par la voie la plus courte possible et en se mouvant dans les filets axiaux, doués de la vitesse la plus grande.

La supériorité de la pression artérielle sur la pression veineuse est produite et entretenue par le cœur qui, travaillant comme une pompe, puise sans cesse du sang dans le système veineux et le pousse dans le système artériel. Plus le cœur fonctionne dans ce sens, plus les artères se remplissent de sang, ce qui n'est possible que si les parois des artères sont distendues de plus en plus. Or les parois vasculaires élastiques, à mesure qu'elles sont étirées, opposent une résistance de plus en plus grande à un plus grand étirement et tendent avec une force d'autant plus grande à retourner à leur état primitif. Cette force, qui est mesurée dans l'aorte comme pression sanguine, doit être surmontée par la tension que les muscles ventriculaires développent pendant leur contraction, force qui pousse dans la direction des capillaires et des veines le sang que les valvules semi-lunaires, même lorsque le muscle cardiaque est relâché, empêchent de refluer. Plus le degré de réplétion dans la première moitié du système artériel est grande, plus la pression sanguine y devient notable ; plus la différence de pression entre les artères et les veines devient notable, plus la vitesse avec laquelle le sang s'écoule des artères par les capillaires vers les veines devient considérable. Si cette vitesse est devenue tellement grande que, dans l'unité de temps, il s'écoule des artères par les capillaires autant de sang que la pompe du cœur y déverse, alors la

pression sanguine artérielle a atteint sa limite supérieure où elle persiste aussi longtemps que le cœur aspire et refoule avec la même intensité, et aussi longtemps que les résistances dans le circuit du courant restent les mêmes.

Tant que l'afflux sanguin du cœur vers les artères reste constant et tant que les résistances du trajet circulatoire ne se modifient pas, le courant sanguin persiste dans un état uniforme, qu'on appelle stationnaire ; l'état stationnaire ou d'équilibre qui existe à un moment donné peut disparaître, et, après une période de transition, un état stationnaire nouveau peut s'établir si les résistances dans le circuit circulatoire passent d'une valeur constante à une autre valeur de grandeur constante. Ces modifications de résistance sont déterminées surtout par les modifications de diamètre des vaisseaux pourvus de muscles. Les éléments élastiques confèrent aux vaisseaux sans musculature la propriété de modifier leur diamètre, sous l'influence de la pression, toujours de la même manière, conformément aux lois de la physique pure. Les fibres musculaires interviennent en modifiant la dépendance respective entre la pression et la section, de sorte que, même sous une haute pression, la section peut rester constante et même devenir plus petite. Si le tonus de la musculature vasculaire augmente, la voie se rétrécit, les résistances s'accroissent, la pression artérielle s'élève, sans que, pour cela, les vaisseaux munis de muscles doivent être dilatés à nouveau, tant que le tonus musculaire est encore en état de se renforcer. Le tonus de la musculature vasculaire est régularisé d'une manière réflexe par le système nerveux central. Les rapports qui existent entre les cellules protoplasmatiques formant les parois des tubes capillaires et les modifications de la pression sanguine ne sont pas encore éclaircis. On doit considérer comme ouverte la question de savoir si ces cellules, en modifiant activement leur configuration, peuvent changer le diamètre et par suite la résistance des voies capillaires ; de même, la question de savoir si les nerfs possèdent une influence sur les capillaires n'est pas résolue.

Quoique les résistances augmentent dans la voie circulatoire, la quantité de sang transbordée par le cœur du système veineux dans le système artériel pendant des durées identiques peut rester la même, pourvu que l'augmentation de la différence de pression s'accompagne d'une augmentation correspondante du travail cardiaque, ce qui est souvent le cas ; alors l'intensité du courant pris dans son ensemble ne se modifie pas non plus, mais la vitesse absolue du sang devient plus grande aux endroits rétrécis. Ceci est vrai si l'on admet que le tonus vasculaire de toutes les voies collatérales se comporte d'une manière identique. Mais la lumière vasculaire se modifie le plus souvent d'une manière

différente, sous l'influence nerveuse, dans les diverses parties collatérales de la voie totale du courant; ainsi, les vaisseaux de l'intestin peuvent se dilater pendant que les vaisseaux cutanés se rétrécissent; les vaisseaux d'un seul ou des deux reins, les vaisseaux de groupes musculaires qui fonctionnent, peuvent modifier leur lumière pendant que celle des autres vaisseaux reste la même ou se modifie dans un sens contraire. A ce même point de vue, on peut encore considérer comme partie collatérale de la voie du courant, d'une part, le courant sanguin du cou et de la tête, d'autre part, celui du tronc et des extrémités. Malheureusement on ne peut encore répondre d'une manière certaine à la question de savoir si, dans chacun des systèmes vasculaires collatéraux, les artères, les capillaires et les veines se comportent toujours d'une manière uniforme, ou bien si les veines rénales, par exemple, peuvent se rétrécir sans que les artères présentent un rétrécissement correspondant.

La somme des résistances totales des voies circulatoires influe sur la pression dans l'aorte. Toutefois, même pour des modifications partielles considérables, les modifications de la pression aortique peuvent être nulles; par exemple, une augmentation de résistance dans le système vasculaire cutané peut être équilibrée par une diminution de résistance dans le système vasculaire intestinal, et ce cas se présentera souvent. Tenons-nous en à cet exemple, et admettons, pour plus de simplicité, que le rétrécissement des artères et des veines cutanées se fasse dans la même mesure que la dilatation de la section vasculaire correspondante de l'intestin; les conséquences seront : aucune modification de la pression, de la chute, de l'intensité du courant, de la capacité et de la vitesse dans l'aorte ainsi que dans les artères, les capillaires et les veines n'appartenant pas aux systèmes indiqués; aucune modification de chute dans les systèmes subissant les modifications de résistance, mais diminution de l'intensité du courant, ainsi que de la capacité, dans le système vasculaire cutané, et rapport inverse de ces mêmes valeurs dans le système vasculaire de l'intestin; rapport douteux pour la vitesse absolue du courant dans les régions rétrécies et dilatées, parce que les modifications survenant dans l'intensité du courant et les changements de diamètre, quoique étant de même sens, peuvent agir en sens opposé sur la valeur de la vitesse.

Considérons un moment, parmi les nombreux systèmes vasculaires collatéraux, un seul d'entre eux en particulier, soit celui d'un groupe musculaire en contraction. Nous pouvons dire que la dilatation des vaisseaux musculaires, qui accompagne le travail, modifie peu la somme totale des résistances, si la région vasculaire prise en considération est petite par rapport au circuit total; les

vaisseaux n'appartenant pas à la région envisagée conservent donc des rapports de courant identiques, spécialement pour la pression et la chute ; puisque la pression reste aussi la même à l'entrée et à la sortie du territoire vasculaire pris en considération, il faut que la chute reste aussi la même dans ce dernier (on suppose, encore une fois, que les artères et les veines subissent uniformément la dilatation ; si tel n'était pas le cas, la différence de pression ne se modifierait pas non plus entre le commencement et la fin du territoire vasculaire, mais la chute dans cette région même serait changée). La chute restant identique et la résistance étant diminuée, il faut que l'intensité de courant augmente dans la région vasculaire du groupe musculaire en travail ; mais, pour les motifs indiqués plus haut, on ne peut rien dire de certain sur la vitesse absolue de chacune des particules du sang. La capacité du territoire vasculaire pris comme exemple, c'est-à-dire la quantité de sang contenue dans les organes correspondants, est augmentée. Si la région vasculaire considérée représente une grande partie de la totalité des voies circulatoires, par exemple, si de nombreux groupes musculaires fonctionnent simultanément, alors il faut, pour que la diminution notable de la somme des résistances totales ne puisse agir sur la pression aortique, qu'elle soit équilibrée par un rétrécissement d'autres régions vasculaires ou par une augmentation de l'activité cardiaque, ou encore par ces deux facteurs à la fois, afin que la vaso-dilatation de la région considérée puisse s'accompagner d'un accroissement dans l'intensité du courant.

Si un rétrécissement vasculaire dans une partie notable du système circulatoire n'est pas compensé par une vaso-dilatation correspondante d'une région vasculaire collatérale, de sorte que, le débit du cœur restant le même, il s'établisse une augmentation de la pression sanguine dans l'aorte, on peut affirmer que l'intensité du courant doit augmenter dans tous les vaisseaux dont la lumière est restée la même ou qui se sont dilatés. Au contraire, l'intensité du courant doit diminuer dans les vaisseaux rétrécis ; il peut arriver ainsi que pour eux, malgré la diminution de la section et l'augmentation de la chute, la vitesse absolue diminue ; les résistances ont augmenté dans les parties rétrécies, et la distribution de l'intensité du courant dans les diverses parties collatérales du système vasculaire s'établit d'après un rapport inversement proportionnel à la résistance.

Si le territoire vasculaire en question est renfermée dans une capsule absolument ou relativement résistante, telle que la cavité cranienne, la moelle osseuse, le globe oculaire, les reins, un abaissement uniforme du tonus de tous les vaisseaux de ce domaine détermine une dilatation des artères et un rétrécissement des

veines, parce que les artères et les veines se suppléent pour remplir un espace d'un volume constant, et parce que la pression est plus grande dans les artères. La chute diminue donc dans les artères, augmente dans les veines, et la pression dans les capillaires s'accroît avec la diminution de la chute dans les artères. Ici non plus, il n'est pas possible d'affirmer quelque chose de général, ni sur la modification de l'intensité du courant, ni sur le changement de la vitesse absolue. La capacité de ce domaine circulatoire, c'est-à-dire le contenu de l'organe en sang, reste constante, à moins qu'une modification du contenu en lymphe ne lui présente l'occasion de se modifier.

Des relations analogues se produiraient si, pour un organe non renfermé dans une capsule solide, le tonus des veines augmentait indépendamment du tonus des artères. Mais si le tonus des artères s'accroissait indépendamment du tonus des veines, la chute augmenterait dans les artères, et par conséquent la pression diminuerait dans les capillaires. L'intensité du courant et la capacité diminueraient dans ces deux derniers cas.

Pour qu'un état stationnaire de la circulation soit assuré, il faut que les diverses résistances et le fontionnement du cœur restent constants. Si le cœur aspire pendant l'unité de temps plus de sang du système veineux pour le verser dans le système artériel, la pression aortique s'élève, la chute du courant circulatoire total augmente, et en même temps, si le diamètre vasculaire reste le même, l'intensité et la vitesse du courant s'accroissent. Quoique la lumière des vaisseaux puisse ne pas être modifiée, les résistances s'accroissent à cause de l'augmentation de vitesse.

L'effet de pompe produit par le cœur dépend du nombre de contractions cardiaques dans l'unité de temps, comme aussi du volume de sang déplacé par chaque contraction. Si ce dernier volume était égal dans toutes les circonstances, l'augmentation de la fréquence de la contraction cardiaque aurait toujours pour effet d'augmenter la pression aortique, la chute, l'intensité du courant et de la vitesse du sang. Mais le cœur exige un certain temps pour se remplir convenablement de sang entre deux contractions successives. Si la fréquence des contractions cardiaques dépasse une certaine vitesse moyenne, elle a pour effet d'abaisser la pression artérielle et de diminuer l'intensité du courant.

Nous avons considéré jusqu'ici l'état normal de la circulation comme un état stationnaire ; mais il faut remarquer que ce mode de considération n'est applicable que si l'on choisit les unités de temps, pour lesquelles on admet la constance de l'intensité du courant, suffisamment grandes, en tout cas plus grandes que la

durée comprise entre deux contractions cardiaques. Il entre dans la nature même du mode d'après lequel le jeu de pompe du cœur entretient la chute dans le système vasculaire, que tous les facteurs du courant subissent des oscillations pendant la durée qui s'étend d'une systole à la systole suivante.

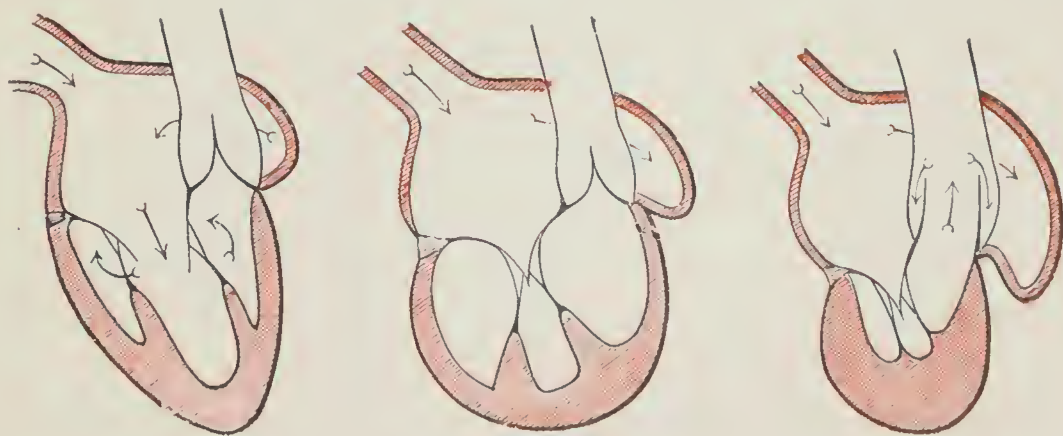
Le travail imposé au cœur est celui de transporter le liquide sanguin des endroits de pression moindre vers des endroits de pression plus grande, et cela à deux reprises le long de la circulation totale, une fois entre les veines générales et les artères pulmonaires, une autre fois entre les veines pulmonaires et les artères générales. C'est là du travail dans le sens physique du mot. Pour que le cœur puisse fournir ce travail, il faut que la pression dans son intérieur soit, à un moment donné, inférieure à celle qui règne dans les veines; car c'est ainsi seulement qu'il peut se remplir de ce côté; ensuite, sa pression intérieure doit s'élever au-dessus de celle qui existe à l'origine des artères, car ainsi seulement il se désemplit vers ce côté; en effet, un liquide ne coule que des endroits de plus haute pression vers les endroits de pression plus basse. Pendant que la pression dans les cavités cardiaques possède la moindre valeur, il faut que ces cavités soient closes du côté des artères, et, dans le cas opposé, il faut qu'elles soient closes du côté des veines; cette fermeture alternative est établie par le jeu des valvules cardiaques agissant comme soupapes. L'augmentation de pression dans les cavités cardiaques est déterminée par la contraction de la musculature ventriculaire qui se répète suivant un rythme régulier; cette contraction s'appelle systole ventriculaire; l'abaissement de pression s'établit pendant le relâchement de cette même musculature, c'est-à-dire pendant la diastole. Pendant la systole ventriculaire, le cœur exerce une pression de pompe et pendant la diastole, une aspiration de pompe; le cœur agit donc comme une pompe aspirante et foulante.

La systole des deux ventricules cardiaques est synchronique, comme la systole des deux oreillettes est synchronique de son côté; mais, pendant que les ventricules sont en systole, les oreillettes sont en diastole, et pendant que les oreillettes sont en systole, les ventricules sont relâchés. En outre, chaque révolution cardiaque totale comprend une certaine durée où les oreillettes et les ventricules sont tous deux en diastole, c'est *le repos du cœur*. Les oreillettes entrent d'abord en systole, puis, en synchronisme avec la diastole des oreillettes, commence la systole des ventricules, et, au terme de celle-ci, les ventricules et les oreillettes se trouvent simultanément en diastole jusqu'au moment où la systole auriculaire recommence.

Pendant la diastole les oreillettes, ainsi que leurs appendices, se sont déjà remplies complètement de sang; pendant le repos du cœur, le sang qui arrive

des veines s'écoule aussi dans les ventricules relâchés. Le courant sanguin venant des veines et se dirigeant à travers les oreillettes dans les ventricules, persiste pendant la systole auriculaire; mais la quantité de sang qui s'écoule ainsi dans les ventricules pendant l'unité de temps est augmentée en ce moment par le sang qui s'échappe des oreillettes par suite de leur rétrécissement systolique. Pendant que le ventricule se remplit, une colonne centrale de liquide sanguin coule nécessairement dans la direction de la pointe du cœur, et une colonne marginale s'engage dans la direction de la base du cœur entre les valvules auriculo-ventriculaires et la paroi ventriculaire. Vers la fin de la systole auriculaire, l'intensité du courant diminue d'abord dans la première colonne, de sorte que les valvules sont éloignées de la paroi par la seconde colonne et que leurs bords libres se rapprochent; la disposition valvulaire qui en résulte est telle que dès le début de la systole ventriculaire les valvules se ferment, avant que du sang ait reflué dans l'oreillette. Au moment de la fermeture des valvules, l'oreillette s'est déjà relâchée, de sorte que l'afflux sanguin des veines peut continuer uniformément; s'il n'existait pas d'oreillettes, l'écoulement sanguin des veines serait ralenti pendant la systole ventriculaire et accéléré pendant la diastole ventriculaire.

Les valvules auriculo-ventriculaires sont tenues fermées par l'excès de la pression qui s'exerce du côté ventriculaire comparativement à celle qui s'exerce du côté auriculaire; comme cette pression auriculaire est minime, l'excès de pression s'établit nécessairement dès que la systole ventriculaire commence. Les valvules semi-lunaires, par contre, ne peuvent s'ouvrir qu'au moment où la pression dans le ventricule dépasse celle qui existe à l'origine des gros troncs artériels; mais comme cette dernière est élevée, il s'écoule un certain temps pendant lequel le ventricule reste fermé des deux côtés et pendant lequel, par conséquent, son volume doit rester constant; pendant ce temps, qu'on peut



55.

nommer *période préexpulsive de la systole ventriculaire*, l'intensité croissante de l'excitation du muscle cardiaque a pour effet, moins une modification de forme, qu'une modification de la tension de ce muscle. Pendant ce temps, les fibres musculaires du cœur peuvent seulement se raccourcir pour autant que les ventricules, tout en conservant la même capacité, se rapprochent davantage de la forme sphérique; en effet, de tous les corps ayant même volume, c'est la sphère qui possède la plus petite surface.

La pression dans la cavité ventriculaire s'accroît parallèlement à l'augmentation de tension de la paroi ventriculaire; aussitôt qu'elle dépasse la pression qui existe en ce moment à l'origine des artères, les valvules semi-lunaires s'ouvrent et le sang s'écoule du ventricule : la *période expulsive de la systole ventriculaire* commence. La tension de la paroi ainsi que la pression à l'intérieur du ventricule continuent encore à s'accroître; toutefois, il survient en même temps des changements très notables dans la forme du cœur pendant que son volume se modifie de la sorte. Les plus importantes de ces modifications de forme consistent dans le raccourcissement de l'axe du cœur, déterminé par le rapprochement de la base mobile vers la pointe qui reste en contact permanent avec la paroi thoracique. La base du cœur, en s'abaissant, entraîne la base des gros troncs artériels qui subissent ainsi une extension longitudinale, et qui, par suite de la pression croissante du sang qui s'y établit, éprouvent une extension radiaire. Le sang est, pour ainsi dire, pressé de la sorte dans une forme nouvelle, délimitée de moins en moins par le ventricule; pendant la période préexpulsive, le sang reposait dans une forme ayant une section relativement grande et une petite hauteur; pendant la période d'expulsion, la forme nouvelle se glisse partiellement au-dessus du sang, mais celui-ci acquiert en même temps une accélération notable, parce que la nouvelle forme possède une longueur bien plus grande sur une section plus petite. C'est là un phénomène qu'on peut imiter, dans une certaine mesure, lorsqu'on plonge un piston percé dans un cylindre rempli de liquide ; le jet liquide est lancé d'autant plus loin que l'ouverture du cylindre est plus petite par rapport à sa section, et que le mouvement du piston s'exécute plus rapidement. Si on laisse le mouvement du piston s'exécuter sous l'influence de ressorts tendus en arrêt qui relient le fond du cylindre au piston et dont on éloigne subitement l'arrêt, on observe, l'appareil étant suspendu en forme de pendule, qu'il exécute un mouvement dont la direction est opposée à celle suivie par le liquide projeté. Ce phénomène est dû à ce que la distribution des particules de la masse du système est modifiée relativement au centre de gravité par suite de forces intérieures, tandis que la position

du centre de gravité ne se déplace pas dans l'espace ; résultats qui se produisent précisément parce que le changement de la distribution des masses est déterminé par des forces internes. C'est le même processus que celui qui fait reculer une arme qui détonne, pendant que le projectile vole en avant; on l'appelle choc de recul. Le choc de recul doit presser davantage la pointe du cœur contre la paroi thoracique.

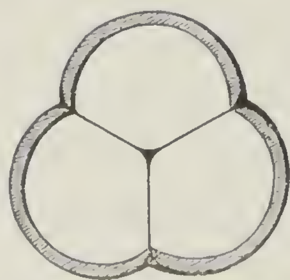
On ignore si la diastole ventriculaire débute justement à la fin de la période d'expulsion, ou bien si le ventricule vide reste contracté pendant une durée qui serait d'ailleurs très courte. Cette dernière phase de la révolution cardiaque, si elle existe, pourrait être appelée *période postexpulsive de la systole ventriculaire*.

Le corps ventriculaire du cœur présente, pendant la diastole, la forme d'un cône à base elliptique et avec axe incliné; pendant la période préexpulsive la base se rapproche de la forme du cercle et l'axe se redresse. Comme le cœur, dont l'axe se dirige de droite à gauche, de haut en bas et d'arrière en avant, repose sur le centre tendineux du diaphragme, tandis que sa pointe se trouve dans le sixième espace intercostal à gauche de la ligne mamillaire, il arrive que le redressement de l'axe du cœur exerce à ce niveau une pression vers l'extérieur sur le tissu intercostal mou; cette pression s'accroît notablement pendant la période d'expulsion, par suite du choc de recul. Un moment qui agit encore dans le même sens est le suivant : l'aorte ascendante et le tronc de l'artère pulmonaire se croisent et se contournent sur une certaine distance en forme d'un tour de spirale étroite ; l'extension subie par ces vaisseaux pendant la période d'expulsion tend à redresser leur courbure et à dérouler le tour de la spirale ; l'aorte située en arrière se tourne quelque peu en avant, l'artère pulmonaire se tourne quelque peu à droite, et la résultante a pour effet de tourner tout le cœur dans le sens de la pronation de la main gauche. Ce déplacement, qui peut s'observer chez les animaux dont la cavité thoracique est ouverte, a pour effet, quand le thorax est fermé, de presser davantage la pointe du cœur contre la paroi thoracique. Si l'on applique le doigt sur la région intercostale indiquée, on sent un choc répété d'après un rythme régulier ; c'est le *choc de la pointe du cœur*, qui est synchronique avec la systole ventriculaire. Si on lie autour de la poitrine une capsule métallique sur laquelle est tendue une membrane en caoutchouc, de telle manière que la pelote collée sur le milieu de la membrane soit pressée sur l'endroit où bat le cœur ; si on relie cette capsule, à l'aide d'un tube, avec une autre capsule analogue dont la membrane porte un levier inscripteur, et si alors on enregistre les mouvements de ce levier sur un tambour noirci en mouvement, on obtient un cardiogramme ou un tracé du choc de la

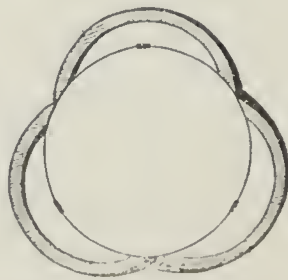
pointe du cœur. Sur ce tracé on peut distinguer plusieurs particularités concernant l'évolution de la pression, particularités que le simple toucher ne révélait pas; toutefois, les diverses parties de cette courbe ne sont pas encore expliquées d'une manière certaine.

Si le cœur travaille normalement, il faut que les valvules auriculo-ventriculaires restent fermées pendant la période d'expulsion; les cordages tendineux empêchent les bords libres des valvules de se renverser sous l'influence de la pression croissante du ventricule. Pendant que la base du cœur se rapproche de la pointe, les cordages deviendraient insuffisants à cet effet s'ils n'étaient pas fixés aux extrémités des muscles papillaires : à mesure que les points d'attache des cordages aux valvules se rapprochent de la pointe du cœur pendant la période d'expulsion, les insertions papillaires se déplacent dans le même sens par suite de la contraction des muscles papillaires.

On ne connaît pas encore d'une manière certaine la position qu'occupent les valvules semi-lunaires lorsqu'elles sont écartées pendant la période d'expulsion. Le bord libre de chacune de ces valvules forme, pendant qu'elles sont rapprochées, un arc convexe vers l'intérieur; cet arc doit être plus long que la corde passant par les points fixes du bord valvulaire et plus long que l'arc découpé par ce repli tendineux dans la paroi vasculaire, étant admis que le vaisseau possède à ce niveau, comme ailleurs, la forme cylindrique; dans ce cas les valvules refoulées par le courant sanguin qui sort du cœur devraient s'appliquer intimement contre la paroi vasculaire. Mais il faut remarquer que les parois externes des poches formées par les valvules semi-lunaires sont excavées et constituent les sinus de Valsalva; aussi est-il douteux que les bords libres des valvules soient assez longs pour s'appliquer sur les parois de ces sinus. En admettant cette application intime, on a conclu que les artères coronaires qui partent des sinus de Valsalva, sont fermées lors de chaque systole par les valvules semi-lunaires appliquées contre la paroi et que le relâchement diastolique consécutif est une suite de la diminution de l'afflux sanguin dans la paroi cardiaque. Mais il est alors difficile de s'expliquer comment, vers la fin de la période



Valvules semi-lunaires fermées.



Valvules semi-lunaires ouvertes.

56.

d'expulsion ou même à la fin de la période postexpulsive, les valvules semi-lunaires s'éloigneraient de la paroi aortique, contre laquelle elles sont accolées jusqu'à ce moment, assez rapidement pour produire la fermeture de la cavité ventriculaire. Il est bien plus probable qu'il existe toujours, entre les valvules et les parois, un espace rempli de liquide; cet espace possédant des parois élastiques peut s'accroître, et pendant la période d'expulsion, le sang peut contourner en forme d'arc le bord libre des valvules et ainsi y affluer en forme de tourbillon; ce mouvement en tourbillon peut persister plus longtemps que le mouvement liquide dans l'axe du vaisseau, et avoir ainsi pour effet de placer les valvules, à la fin de la période d'expulsion, dans une position préparatoire à leur fermeture.

A ce point de vue on comprend aussi quelle serait l'utilité de la période postexpulsive de la systole ventriculaire, si courte qu'elle soit. Si la contraction de la paroi ventriculaire persiste après la période d'expulsion, les valvules semi-lunaires peuvent, sous l'influence du tourbillon des sinus de Valsalva, se rapprocher jusqu'au contact, avant que se forme dans le ventricule un vide où le sang pourrait refluer; si la diastole survient lorsque les valvules ont pris cette position, celles-ci seront tendues subitement par la production instantanée de la grande différence de pression qui s'établit sur leurs deux faces, et aucune goutte de sang ne pourra refluer dans le ventricule.

Le jeu des valvules cardiaques produit des phénomènes acoustiques que l'oreille, appliquée sur la face externe du thorax dans la région cardiaque, peut percevoir. A chaque battement cardiaque correspondent deux bruits à caractère nettement distinct; celui qu'on désigne comme premier bruit du cœur possède une durée un peu plus grande et une position un peu plus basse dans l'échelle musicale que le second, appelé second bruit du cœur. L'intervalle entre le premier et le second bruit du cœur est plus court que celui compris entre le second et le suivant; c'est comme si on entendait prononcer « cloupton » (en allemand on dit plutôt lup-dup) avec un petit intervalle entre les deux syllabes, l'accent étant placé sur la seconde et la hauteur de ton de la première étant un peu moindre. Le premier bruit du cœur est, pour ainsi dire, synchronique avec le choc sensible de la pointe, et correspond à la fermeture des valvules auriculo-ventriculaires, qui, tendues subitement, se mettent à vibrer; à ce bruit se mêle le bruit musculaire du ventricule en contraction : en effet, si l'on applique un stéthoscope sur un cœur mis à nu et marchant à vide, on perçoit encore un bruit analogue au premier bruit du cœur lors de la systole du ventricule. Le second bruit du cœur doit correspondre à la fermeture des valvules semi-

lunaires (plus exactement, à la tension subite de ces valvules à la fin de la période postexpulsive de la systole ventriculaire).

Chez l'homme normal et adulte, la fréquence des battements du cœur est d'environ 72 par minute ; ce nombre est notablement plus élevé chez l'enfant ainsi que chez les petits animaux, un peu plus élevé chez la femme que chez l'homme ; chez les hommes grands et vigoureux, dans toute la force de l'âge, il peut s'abaisser à 60, pour augmenter de nouveau en fréquence plus tard.

La durée qui correspond à une seule révolution cardiaque est en rapport inverse du nombre des battements cardiaques. La partie de la révolution cardiaque comprise entre le premier et le second bruit du cœur, et qu'on rapporte à la durée de la systole ventriculaire, paraît être toujours la même et correspondre environ à $^1/_3$ de seconde, ainsi qu'il ressort d'observations instituées sur une série d'individus présentant de 74 à 94 systoles par minute. Les oscillations des contractions cardiaques à fréquence diverse se rapportent donc surtout à la durée de la diastole du ventricule. La systole auriculaire, observée sur le cœur mis à nu de l'animal, semble être d'une durée un peu plus courte que la systole ventriculaire. La durée de la période préexpulsive, mesurée d'après une méthode que nous expliquerons plus loin, s'est trouvée égale à 0,08 seconde.

Au mouvement rythmique du cœur correspondent des modifications rythmiques du système vasculaire, qui consistent en modifications de tension et de volume, et qui peuvent être perçues par le toucher comme aussi en partie par la vue, sur les artères superficielles ; elles constituent le pouls des artères. Le pouls est surtout appréciable aux artères superficielles qui reposent sur un plan osseux, telle que l'artère radiale. Si l'on comprime cette artère entre la pulpe digitale et la face antérieure du radius sous-jacent, on sent que l'impression de la pression subit une augmentation qui se répète rythmiquement ; la fréquence est la même que celle du battement cardiaque, mais on distingue avec le doigt sur le pouls plus de particularités que dans le choc du cœur ; l'élévation rythmique de pression peut être plus ou moins étendue, et d'après cela on appelle le pouls fort ou faible, grand ou petit. Généralement l'ascension de pression s'accuse plus rapidement que la diminution ; si la diminution de pression est également rapide, on déclare le pouls rapide ; l'opposé de ce pouls est celui où l'accroissement de pression s'effectue d'une manière extrêmement lente et qu'on appelle pouls lent. Pendant la période de diminution de pression, on peut percevoir fréquemment une nouvelle élévation de courte durée : le pouls est alors dicrote. A la perception proprement dite du pouls, on rattache fréquemment les perceptions sur la largeur ou sur l'étroitesse de l'artère, (pouls plein ou vide) ce qui

dépend du degré différent de réplétion; on y rattache également les perceptions sur la facilité plus ou moins grande avec laquelle on peut déprimer le pouls (pouls dur ou mou), ce qui nous renseigne sur la valeur de la pression sanguine, comme aussi sur la rigidité plus ou moins grande de la paroi artérielle

Un appareil appelé à compléter l'observation à l'aide du doigt est le sphygmographe. La pulpe digitale y est remplacée par une pelote, pressée sur l'artère radiale à l'aide d'un ressort qu'on peut graduer, de telle manière qu'elle en reçoit des impulsions aussi étendues que possible; ces mouvements de la pelote se communiquent, en s'agrandissant à l'aide d'un léger système de levier, à la pointe d'une plume écrivante qui les inscrit sur une surface enregistrante noircie, mue devant elle par un mécanisme d'horlogerie; tout l'appareil est construit de telle manière qu'il peut être lié sur le



57.

bras mis dans une position appropriée. Le *sphygmogramme* ainsi obtenu (voir fig. 57) présente des élévations et des descentes rythmiques qui sont en rapport proportionnel avec les modifications du diamètre de l'artère; dans tous les sphygmogrammes, l'ascension est plus rapide que la descente. La première ascension, la plus grande et la plus raide, correspond au début de la systole ventriculaire. Sur la partie descendante de la courbe on distingue des élévations secondaires, dont une est constante, généralement aussi fort nette dans les bons sphygmogrammes. Elle correspond à un abaissement subit de la pression, suivi d'une élévation plus petite et qui survient environ à la fin du premier tiers de la courbe. Comme on a pu s'en convaincre d'une manière assez certaine, cet abaissement de la courbe du pouls correspond au début de la diastole ventriculaire. Les avis sont encore très partagés sur la manière dont se forme l'ondulation négative du début de la diastole, ainsi que sur la signification des autres ondulations. L'élévation qui succède à l'abaissement a été considérée comme due à une onde de retour. Quoique en ce moment on ne puisse produire une explication précise sur le mode de production des différentes particularités du sphygmogramme, celui-ci n'en reste pas moins utilisable pour des recherches cliniques, parce qu'il a été démontré empiriquement que certaines modifications dans le système circulatoire déterminent des modifications caractéristiques des courbes sphygmographiques. D'une manière générale, le sphygmographe

indique seulement, sous une forme facilement saisissable, les mêmes particularités qui peuvent être perçues par le toucher digital. En se servant du sphygmographe d'une manière appropriée, on peut donc faciliter beaucoup l'apprentissage de l'art de tâter le pouls.

La modification pulsatile du diamètre artériel peut souvent être vue directement sur l'artère radiale; elle est encore plus nettement visible sur un grand nombre d'autres vaisseaux, telles que la carotide du cheval, dans certaines conditions les artères auriculaires du lapin, ou encore l'artère centrale de la rétine où l'on peut observer, dans certains cas pathologiques, le rythme du pouls à l'aide de l'ophtalmoscope. Les modifications de pression pulsatile ne déterminent pas seulement des modifications dans le diamètre des artères, mais aussi des modifications dans leur longueur; c'est ce qu'on peut également observer souvent sur des artères superficielles, par exemple sur l'artère temporale d'individus maigres; on voit alors les artères légèrement ondulées s'incurver davantage. On a observé à l'état pathologique une modification pulsatile dans la rougeur de la lunule de l'ongle; elle a été attribuée, probablement avec raison, à un pouls capillaire qui normalement n'existe pas. On peut constater, aussi dans des conditions anormales, que les veines du cou présentent des changements de réplétion suivant le même rythme que celui du cœur. L'augmentation de volume des artères s'effectue toujours pendant la durée du battement cardiaque ; à la systole du cœur correspond une diastole des artères, et inversement. Dans les veines, la systole cardiaque peut correspondre à une augmentation ou à une diminution du volume ; dans le premier cas il y a pouls veineux positif, dans le second, pouls veineux négatif.

L'élévation pulsatile de la pression n'apparaît pas exactement au même instant dans les diverses artères du corps, Si on sent d'une main le pouls de l'artère maxillaire externe, et de l'autre celui de l'artère pédieuse, on observe distinctement qu'en ce dernier endroit le pouls apparaît avec un retard qui a été évalué à un septième de seconde. Le pouls se propage du cœur vers la périphérie dans un système de tuyaux élastiques sous forme d'onde ayant une vitesse d'environ 9 mètres par seconde.

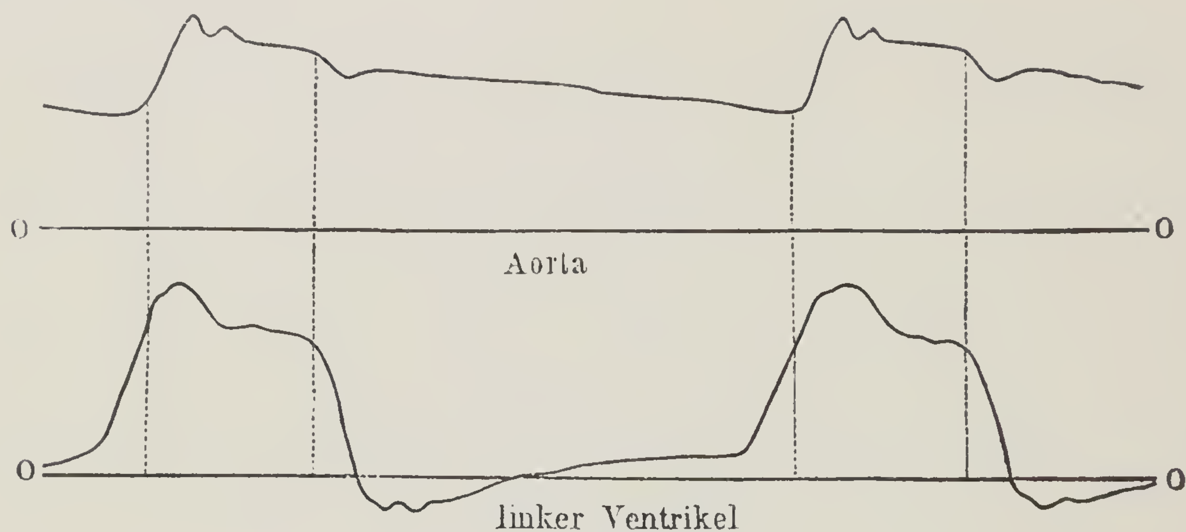
L'évolution des modifications de pression qui surviennent dans les diverses parties du système vasculaire sont mieux étudiées chez les animaux que chez l'homme, parce qu'on peut introduire des canules dans leurs vaisseaux ; les appareils auxquels on relie ces canules, pour leur faire inscrire l'évolution des oscillations de la pression sanguine, peuvent être appelés les *hémokymographes*.

La partie essentielle de l'hémokymographe est formée par une petite capsule

métallique munie d'un tube servant à la relier à la canule introduite dans les vaisseaux ; cette capsule est fermée par une mince plaque métallique ondulée, telle qu'on l'emploie dans les baromètres anéroïdes ; les moindres déplacements que subit le milieu de la membrane, sous l'influence des modifications de pression, sont transmis à un petit levier ayant la plus légère masse possible et dont la pointe inscrit les mouvements. L'instrument est construit de telle manière qu'on peut y placer des membranes métalliques différemment flexibles, selon qu'on veut l'utiliser chez des animaux offrant des différences de pression sanguine moyenne. L'appareil permet également de modifier l'échelle d'agrandissement sous laquelle le levier fait ses inscriptions. La membrane métallique et le degré d'agrandissement restant les mêmes, il existe un rapport constant entre l'étendue du déplacement de la pointe écrivante et la pression du liquide ; ce rapport peut être déterminé empiriquement par comparaison avec un manomètre à mercure. L'instrument étant gradué, on peut déterminer la valeur de la pression sanguine qui correspond à chaque point de l'hémokymogramme.

Les courbes les plus instructives de la pression sanguine s'obtiennent quand on relie simultanément deux hémokymographes identiques, l'un avec la cavité du ventricule gauche, l'autre avec l'aorte ; à cet effet, on se sert d'un cathéter, ou sonde, à double voie qu'on introduit, chez un chien de taille suffisante, à travers la carotide gauche dans l'aorte ascendante. Avec quelque patience et en sondant prudemment à diverses reprises, on réussit souvent à glisser la pointe du cathéter dans le cœur justement au moment où les valvules sont ouvertes, de sorte que ces dernières ne sont nullement blessées. Quand le cathéter est placé exactement, l'ouverture de l'un de ses conduits se trouve dans le ventricule, celle de l'autre dans l'aorte ; si on relie l'extrémité extérieure de chacun de ces conduits avec deux hémokymographes dont les excursions et toutes les autres propriétés sont identiques, on obtient des courbes de la pression du ventricule et de l'aorte comparables entre elles. La fermeture n'est pas altérée par la présence du cathéter. La différence la plus frappante qui existe entre les deux courbes de la pression sanguine, consiste en ce que la courbe du ventricule s'abaisse entre deux contractions cardiaques jusqu'en dessous de la ligne de zéro, tandis que les valeurs minimales de la pression dans l'aorte restent toujours franchement positives et équivalent environ à la moitié des valeurs maximales de la pression. D'après les lois de l'hydrodynamique, la pression maximale du ventricule doit dépasser la pression maximale de l'aorte ; mais on ne peut le démontrer par l'expérience. La diminution de pression dans le ventricule s'établit plus promptement que dans l'aorte. C'est pendant la courte durée de cette chute

rapide de la pression dans le ventricule que s'achève le passage du muscle cardiaque de l'état de contraction à l'état de relâchement (période de relâchement du ventricule).



58.

Il est difficile d'interpréter la partie négative de la courbe de pression ventriculaire. Elle ne repose pas sur une imperfection du dispositif, due à ce que le levier en descendant serait projeté par sa force vive, car elle existe encore lorsqu'on intercale une soupape qui ne s'ouvre qu'au moment où la pression dans le ventricule devient négative. La question la plus intéressante serait de savoir si la pression négative observée est capable d'aspirer le sang des veines; tel ne doit pas être son effet si, parmi les opinions émises sur son origine, la suivante est exacte. La colonne sanguine, poussée par la systole du ventricule, quitte ce dernier avec une vitesse notable, et, comme le liquide du cathéter communique avec cette colonne, il peut être entraîné dans sa direction. On peut imiter ce phénomène en laissant écouler l'eau d'un réservoir avec une vitesse notable à travers un tuyau rigide, long et horizontal, qui porte dans le voisinage du réservoir un manomètre en forme d'U ; si on interrompt le courant liquide en fermant le robinet entre le manomètre et le réservoir, il faut évidemment que le manomètre se remette à zéro ; mais si la fermeture du robinet se fait très brusquement, le manomètre est entraîné passagèrement en dessous de zéro.

Avec un cœur mis à nu, la pression négative produite de cette manière n'aurait d'autre effet que de permettre à l'excès de la pression atmosphérique de comprimer les parois ventriculaires les unes contre les autres. Mais à l'intérieur du thorax, les surfaces externes du cœur ne supportent pas, pour des motifs que nous expliquerons plus loin, la pression atmosphérique; elles ne

subissent qu'une pression plus petite, une pression dite négative ; si la valeur absolue de cette dernière (pression négative) est plus grande que celle de la pression négative intraventriculaire, les parois ventriculaires ne seront pas comprimées les unes contre les autres, et ainsi il se pourra que du sang soit aspiré des veines vers le cœur. Les résultats des mensurations instituées sur la pression sanguine ne permettent pas encore de dire quelle est l'influence exercée par l'inertie de la colonne liquide en mouvement. Abstraction faite de cette influence, il arrive nécessairement qu'une pression négative s'établit à la fin de la période de relâchement des ventricules dans la cavité ventriculaire ainsi élargie, dès que l'aspiration du thorax surmonte la tension de moins en moins grande du muscle ventriculaire. Cette pression négative intraventriculaire a pour effet d'aspirer le sang des veines. L'aspiration du thorax pourrait encore être facilitée si la forme, qui revient au ventricule pendant la diastole, comportait, comme on l'a supposé, une cavité persistante dans son intérieur. On a émis diverses hypothèses sur les forces qui pourraient déterminer une telle forme ; on a cru qu'il s'agissait, lors du passage du ventricule à l'état de diastole, du même processus que présente un ballon de caoutchouc à paroi épaisse quand une pression extérieure cesse d'agir sur lui ; ce ballon reprend alors sa forme d'équilibre élastique à laquelle appartient une cavité intérieure. Mais sur tout cœur excisé et qui n'est pas encore entré en état de rigidité cadavérique, on peut voir nettement que la paroi relâchée du ventricule ne possède point par elle-même une telle forme d'équilibre élastique : toutes les parties de ce cœur obéissent simplement aux lois de la pesanteur.

Un accroissement subit de la pression et de la réplétion dans les vaisseaux coronaires, et, comme conséquence, une certaine érection de la paroi ventriculaire, pourraient survenir si l'on suppose que les artères coronaires sont tenues fermées par les valvules semi-lunaires pendant la période d'expulsion ; il surviendrait alors, peu de temps avant la fermeture des valvules aortiques, une élévation subite et notable de la pression dans les artères coronaires. On a cru que la diastole n'était pas due uniquement au relâchement de toutes les fibres musculaires du ventricule, mais qu'une certaine catégorie de fibres entrait en excitation au moment de la diastole et déterminait ainsi un élargissement de la cavité cardiaque ; seulement on n'a pas apporté des preuves péremptoires en faveur de l'existence de cette « diastole active ».

Dans la courbe qui mesure la pression sanguine des ventricules, il faut que le début de l'élévation positive de pression soit synchronique avec le début de la systole ventriculaire ; au contraire, l'augmentation de la pression dans l'aorte

peut débuter seulement au moment où la pression dans le ventricule a atteint la hauteur de la pression dans l'aorte; car alors seulement les valvules s'ouvrent et la période d'expulsion commence. Le temps qui correspond à la longueur de l'abscisse comprise entre le début de l'élévation de la pression dans le ventricule et le début de l'élévation de pression dans l'aorte (voir fig. 58) constitue donc la durée de la période préexpulsive; la valeur de 0,08", indiquée ci-dessus pour cette durée, a été ainsi déterminée.

On peut introduire par la veine jugulaire droite un cathéter cardiaque dans le ventricule droit; si on le relie avec un hémokymographe, on obtient des courbes qui sont analogues, et même synchroniques, à celles fournies par le ventricule gauche, mais qui présentent des oscillations positives de pression moins étendues.

Si l'on veut enregistrer les petites oscillations de pression qui existent dans l'oreillette droite, également accessible par la veine jugulaire droite, il faut remplacer la membrane métallique de la capsule de l'hémokymographe par une mince membrane en caoutchouc. L'oscillation la plus importante qu'on constate sur ces courbes est un abaissement de pression qui est synchronique avec la systole du ventricule et qui se présente seulement lorsque la cage thoracique est intacte. Elle est déterminée par le mécanisme suivant : lorsque le ventricule se vide, le contenu du péricarde tend à diminuer, mais cette diminution subit un empêchement par suite de la position du péricarde dans le thorax fermé ; la diminution de volume du ventricule est compensée approximativement par une augmentation de volume de l'oreillette; avant que cette compensation se soit établie, un abaissement de la pression survient.

Pour se faire une idée de la manière dont les ondes pulsatiles naissent dans l'aorte et se propagent dans les artères, on peut faire d'abord, pour un moment, la supposition qu'il s'agit d'un système de tuyaux rigides. Chaque systole ventriculaire déterminerait alors, dans tous les points du système, une accélération simultanée du courant et une augmentation de la pression contre les parois des conduits dont le diamètre resterait partout le même (1); pendant la systole, l'énergie potentielle consommée par la contraction du muscle cardiaque apparaîtrait aussitôt comme force vive de la masse accélérée; mais, à la fin de la systole, toute cette force vive serait consommée par le frottement et n'existerait plus que sous forme de mouvement calorique. Mais les parois étant en

(1) Ces variations peuvent être considérées comme synchroniques par rapport aux valeurs dont on doit tenir compte ici. Dans les points du système qui sont éloignés du cœur, il existe des retards de même ordre que ceux présentés par la propagation du son.

réalité élastiques, il se fait que la première partie du système artériel s'étend, sous la pression de la systole ventriculaire, dans la mesure où les forces élastiques qui résistent à l'extension sont inférieures aux forces qui s'opposent à l'accélération de la colonne liquide dans la direction du courant (inertie et frottement). Il s'ensuit qu'une partie de l'énergie potentielle chimique consommée par la contraction du muscle cardiaque s'accumule d'abord sous forme d'énergie potentielle mécanique (tension de la paroi) et ne se transforme pas directement tout entière en force vive de masse accélérée ; pendant la période d'expulsion il se produit d'une manière assez subite, dans le système artériel, la première moitié d'une onde dont le pied a déjà atteint le système capillaire avant que la période d'expulsion soit achevée; en effet, l'onde sanguine a seulement besoin d'environ $^1/_7$ de seconde pour arriver jusqu'à l'artère pédieuse; or la période d'expulsion dure environ $^1/_4$ de seconde (temps compris entre les deux bruits du cœur 0,33″, diminué de la période préexpulsive 0,08″). Le sommet de cette onde se trouve à l'origine de l'aorte et s'élève jusqu'à la fin de la période expulsive. La pression, le volume et la vitesse possèdent les valeurs maximales au niveau de ce sommet. Le sommet de l'onde se développe parce que, dans une section transversale de l'aorte, il est refoulé par le cœur, pendant l'unité de temps, une quantité plus grande de sang qu'il ne s'en écoule vers la périphérie; cet afflux s'arrête à la fin de la période d'expulsion, tandis que l'écoulement se continue encore sous l'influence de la tension de la paroi. La quantité de liquide que déverse ainsi une section de l'aorte dans la section voisine, a d'abord pour effet de dilater cette dernière ; le sommet de l'onde se déplace dans cette section, et ainsi de suite. Le pied de l'onde qui marche en avant se trouve toujours au point où l'accélération du courant liquide est arrivée; l'extension que prend l'accélération est circonscrite, parce que le liquide qui se meut du sommet de l'onde vers la périphérie est dévié passagèrement du mouvement translatoire dans une direction radiale pour remplir les sections vasculaires dilatées en ce moment. La perte d'accélération subie ainsi dans la direction de l'axe vasculaire fait qu'il devient difficile de juger quelle valeur possédera, à la fin de la période d'expulsion, la force vive de la masse sanguine déversée par le ventricule. Il devient difficile ainsi de dire si cette force vive est suffisamment grande pour donner naissance à une onde négative qui succéderait à l'onde positive; une telle onde négative naît dans les tuyaux élastiques, si on interrompt brusquement l'afflux du contenu liquide coulant avec une vitesse considérable. On l'appelle ici l'onde de fermeture. Elle détermine un mouvement de retour passager du liquide qui se réfléchit ensuite sous forme de petites ondes positives.

Sur la branche descendante du sphygmogramme, nous avons signalé une élévation secondaire, l'élévation du choc de retour ; ce rebondissement existe aussi sur les courbes hémautographiques obtenues d'une artère quelconque de l'animal. L'abaissement qui précède l'élévation du choc de retour, et qui est synchronique avec le début de la diastole ventriculaire, a été considéré comme l'onde de fermeture, tandis que l'élévation elle-même du choc de retour est considérée comme l'onde positive succédant à cette onde négative. D'autres auteurs opinent que l'élévation du choc de retour constitue une expression de la réflexion subie à la périphérie par l'onde sanguine primaire ; une telle réflexion, avec une onde positive de retour nettement appréciable, survient assurément dans un tube non ramifié dont on ferme ou rétrécit l'extrémité. Mais les rapports sont très différents dans le système vasculaire sanguin, parce que les conditions pour les réflexions de l'onde ne sont pas circonscrites en un seul point, de sorte qu'un nombre très considérable de réflexions, dont on ne peut *à priori* prévoir les interférences, doivent s'exécuter.

Pour trancher la question de savoir si l'élévation du choc de retour est l'effet d'une onde de fermeture, ou si elle est l'expression d'une onde positive réfléchie par la périphérie, il suffirait, semble-t-il, de comparer deux sphygmogrammes ou deux courbes hémokymographiques recueillis sur des artères inégalement éloignées du cœur. Si la seconde supposition est exacte, il faudra que l'élévation du choc de retour s'éloigne d'autant plus du sommet primaire de la courbe que cette dernière a été enregistrée plus près du cœur ; dans le cas contraire, la distance devrait rester partout la même. Il ne manque pas d'expériences qui ont cherché à résoudre la question par cette méthode ; jusqu'ici elles n'ont pas encore donné des résultats concordants; toujours est-il que la plus grande probabilité parle contre la réflexion périphérique.

On admet généralement les résultats auxquels conduisent les comparaisons de sphygmogrammes ou de courbes hémokymographiques en ce qui concerne la vitesse de propagation du pouls ; si on inscrit simultanément deux de ces courbes, l'une étant prise sur un vaisseau dans le voisinage du cœur et l'autre sur ce même vaisseau en un point périphérique à une distance connue du premier, la différence de temps comprise entre le moment d'élévation des deux courbes indique la vitesse de propagation entre les deux points vasculaires. Cette méthode de détermination est tout à fait analogue — elle est seulement plus perfectionnée — que celle où l'on se sert simplement du toucher digital pour évaluer la différence de temps entre le pouls du pied et celui de la tête (1/7 de seconde) et où l'on se sert de cette valeur d'estimation, tenant compte

de la longueur du corps, pour attribuer à la vitesse de propagation de l'onde pulsatile la valeur d'environ 9 mètres par seconde; des mensurations plus exactes ont, d'une manière générale, confirmé cette donnée ; elles ont seulement démontré, comme particularités, que la vitesse de propagation dans les extrémités supérieures est plus petite que dans les extrémités inférieures, chez l'enfant un peu plus faible que chez l'adulte, plus grande sous une pression sanguine élevée. Tous ces résultats particuliers sont régis par la loi générale, d'après laquelle la vitesse de la propagation de l'onde dans les tuyaux élastiques s'accroît avec la grandeur du coëfficient d'élasticité de la paroi. On comprend facilement la nécessité de cette loi quand on considère que le pied de l'onde naissante, les autres conditions restant les mêmes, se sera avancé d'autant moins à la fin de la période d'expulsion que la quantité de liquide, qui a pu dévier de la direction du mouvement du courant dans la direction radiale, est plus grande ; c'est ce qui arrive à un degré d'autant plus élevé, que la paroi vasculaire est plus extensible, c'est-à-dire que le coëfficient d'élasticité est plus petit. Les artères des enfants sont en réalité plus extensibles que celles des adultes. En outre, la courbe de l'extension des parois capillaires est concave par rapport à l'axe des abscisses, c'est-à-dire, plus l'extension est devenue grande, plus la résistance opposée par l'artère à son extension ultérieure, devient grande, en d'autres termes, plus son coëfficient d'élasticité devient grand. Plus la pression moyenne est élevée, plus la paroi vasculaire est distendue, plus le coefficient d'élasticité devient grand, et par conséquent plus la propagation de l'onde pulsatile dans les vaisseaux doit être rapide.

On comprend sous la dénomination de longueur de l'onde pulsatile le chemin parcouru par le pied antérieur de l'onde au moment où le sommet de l'onde atteint son maximum au niveau de sa naissance. Le pied de l'onde part du cœur au début de la période d'expulsion et le sommet de l'onde y atteint son maximum à la fin de la période d'expulsion. La question est donc de savoir quelle distance parcourt le pied de l'onde pendant la période d'expulsion, c'est-à-dire dans 1/4 de seconde; la vitesse de propagation d'environ 9 mètres par seconde correspondrait à plus de 2 mètres, distance qui dépasse notablement celle comprise entre le cœur et n'importe quel point du système capillaire ; comme l'onde pulsatile s'éteint dans le système capillaire, il se fait ainsi qu'elle n'existe jamais dans toute sa longueur, la partie antérieure est déjà en voie de disparition pendant que la partie postérieure se développe encore.

L'onde pulsatile devient imperceptible à l'extrémité du système artériel; cela se

comprend si l'on songe que l'augmentation de volume qui correspond à la pulsation de chaque artère constitue une fraction de plus en plus petite du volume total à mesure que la section totale augmente, si on songe qu'en même temps l'augmentation de la section de chaque vaisseau capillaire doit être infiniment petite, et enfin que l'accélération de la grande masse de sang qui se trouve dans le système capillaire doit être faible. Ces raisons n'expliqueraient pas pourquoi le pouls ne réapparaît point dans les veines ; mais ici il faut tenir compte du fait que le trajet à travers les différents capillaires vers la même veine est de longueur différente, de sorte qu'ici sa disparition survient par interférence.

Les modifications, pulsatiles et autres, que subit le volume d'un membre tout entier (par exemple l'avant-bras) peuvent être rendues visibles, si on introduit ce membre dans un réservoir rigide rempli d'eau, et cela à travers une fermeture hermétique en caoutchouc qui ne comprime pas trop le membre ; le réservoir rigide est relié à un manomètre dont les oscillations s'inscrivent, sur une surface en rotation, à l'aide d'un flotteur qui se trouve dans la branche ouverte. Les courbes obtenues ainsi s'appellent des pléthysmogrammes. Les oscillations pulsatiles des pléthysmogrammes sont analogues à celles des sphygmogrammes, mais les élévations des premiers correspondent à l'excès de l'afflux sanguin relativement au départ simultané du sang, tandis que chaque élévation des derniers indique une augmentation de section de l'artère correspondante. Outre ces oscillations pulsatiles, les pléthysmogrammes présentent des élévations et des abaissements à évolution plus lente qui sont parallèles à des modifications du tonus vasculaire.

Le transport continu de sang à travers l'organisme exige de la part du cœur un déploiement considérable de travail. Pour se faire une idée de cette quantité de travail, on part de la fiction — d'ailleurs réalisable avec le cœur de grenouille — que le cœur pompe le sang d'un réservoir inférieur pour le transporter dans un réservoir supérieur ; la différence de niveau entre ces deux réservoirs devrait être égale à la différence entre la pression dans les grosses veines et la pression dans les grosses artères, différence de pression mesurée par la hauteur d'un liquide ayant le poids spécifique du sang. Or, cette hauteur est environ 2 1/2 mètres (130 m.m. de Hg) pour le cœur gauche de l'homme. Pour une capacité systolique de 70 c.c. avec 72 systoles par minute, le cœur gauche de l'homme exécuterait donc, pendant cette même durée, un travail d'environ 8,5 kilogrammètres, et le cœur tout entier un travail d'environ 11 kilogrammètres. Il est à peine besoin de répéter que, dans le mode réel de fonctionnement du cœur, l'élévation de masses pesantes à une certaine hauteur ne joue

qu'un rôle relativement minime. L'énergie potentielle chimique transformée par le muscle cardiaque, prend les formes d'énergie potentielle mécanique dans la paroi cardiaque, de force vive de masses accélérées, d'énergie potentielle mécanique dans les parois vasculaires, et ne persiste définitivement que comme mouvement calorique. Si on considère isolément une bandelette longitudinale de la paroi musculaire du ventricule, on peut dire qu'elle travaille d'une manière analogue à celle d'un muscle surchargé. Elle est chargée par les forces qui tendent à imprimer à la paroi ventriculaire la position diastolique (aspiration du thorax, pression de remplissage lors de la systole auriculaire) ; la pression dans l'aorte, qui détermine le rapprochement des valvules semi-lunaires, est analogue aussi à la surcharge. Pendant la période préexpulsive, la bandelette musculaire du ventricule se trouve dans des conditions identiques, au fond, à celles de l'isométrie ; elle peut changer sa longueur, seulement pour autant que la forme du ventricule peut se modifier tout en conservant le même volume. Pendant cette période préexpulsive le processus d'excitation du muscle ventriculaire ne détermine, en somme, qu'un accroissement de tension de la paroi ventriculaire et un accroissement de la pression du contenu ventriculaire. Quand cette dernière pression a dépassé la valeur de la pression dans l'aorte, alors le ventricule peut diminuer son volume par l'expulsion du contenu, et ses fibres musculaires peuvent se raccourcir notablement. C'est ce qui mène à l'accélération de masse, et, aussi longtemps que l'afflux dans l'aorte dépasse l'écoulement, à l'accumulation d'énergie sous forme d'une augmentation de tension dans la paroi aortique. Cette tension sert à son tour à faire progresser le sang, et ainsi de suite. L'augmentation et la diminution de tension des parois artérielles, ainsi que le frottement du sang qui s'écoule, s'accompagnent sans cesse d'une transformation d'énergie sous forme de mouvement calorique, et ainsi toute énergie consommée par le processus d'excitation du muscle cardiaque apparait définitivement sous forme de chaleur.

Le fait que l'état de l'appareil circulatoire est régi par le système nerveux, s'impose directement par l'expérience de la modification qu'impriment à la contraction cardiaque et à la coloration du visage les excitations psychiques ; comme la rougeur et la pâleur qui accompagnent les impressions restent circonscrites au visage ou s'étendent, tout au plus, au cou et à la partie supérieure de la poitrine, il faut que les influences nerveuses s'exercent ici directement sur les régions vasculaires correspondantes ; car les modifications de

réplétion vasculaire qui accompagnent les modifications de l'activité cardiaque ne peuvent se limiter à des régions isolées du corps.

Si l'on coupe le sympathique cervical d'un lapin et si l'on tétanise le bout céphalique, on observe que les vaisseaux conjonctivaux de la paupière renversée se rétrécissent jusqu'au point de disparaître et que la conjonctive pâlit complètement ; il existe donc des fibres nerveuses qui déterminent la contraction de la musculature vasculaire, et le sympathique renferme de telles fibres pour les vaisseaux de la conjonctive. De même, l'hypoglosse contient des fibres dont l'excitation fait pâlir la moitié correspondante de la langue. L'excitation du nerf lingual, au contraire, fait rougir la moitié correspondante de la langue dans ses parties antérieures, et l'excitation du glosso-pharyngien détermine le même effet dans les parties postérieures ; dans ce dernier cas il y a donc mise en jeu de fibres nerveuses dont le rôle est d'élargir les vaisseaux. Les nerfs qui élargissent les vaisseaux (vaso-dilatateurs) et les nerfs qui rétrécissent les vaisseaux (vaso-constricteurs) sont répartis rarement dans des troncs nerveux distincts ; le nerf sciatique du chien, par exemple, renferme ces deux espèces de fibres pour la patte ; avec les nerfs fraîchement sectionnés, l'effet des constricteurs prédomine, lors d'une tétanisation faradique habituelle ; on observe alors, chez les animaux à peau fine et faiblement pigmentée, que le tégument pâlit entre les orteils, avec abaissement de la colonne mercurielle d'un thermomètre sensible pressé entre les orteils. Si l'on applique une excitation faradique interrompue de seconde en seconde, ou si l'on emploie un courant constant, on peut observer, même pour des nerfs fraîchement sectionnés, une activité prédominante des vaso-dilatateurs ; ce résultat se présente avec beaucoup plus de probabilité un ou deux jours après la section du nerf ; les vaso-constricteurs semblent, après leur séparation du système nerveux central, perdre plus vite leur excitabilité que les vaso-dilatateurs.

Le rétrécissement des vaisseaux doit survenir lorsque leurs fibres musculaires circulaires se contractent : que les nerfs vaso-constricteurs déterminent cet effet, cela correspond à ce que nous savons concernant le mode d'action du nerf sur la fibre musculaire ; mais l'explication de la vaso-dilatation, déterminée par l'influence nerveuse, offre des difficultés ; on a cru amoindrir ces difficultés en admettant qu'il existe périphériquement, au voisinage du vaisseau, des cellules ganglionnaires dont l'état d'excitation régirait, par l'intermédiaire des fibres nerveuses, le tonus de la musculature vasculaire ; en même temps on admettait que les vaso-constricteurs, ainsi que les vaso-dilatateurs, se terminent dans ces cellules ganglionnaires, dont l'état d'excitation serait augmenté par

les vaso-constricteurs et diminué par les vaso-dilatateurs. Mais on n'a pas réussi jusqu'à présent à asseoir cette hypothèse sur une base histologique suffisante. On a cru encore que les vaso-dilatateurs affectaient une connexion directe avec les fibres musculaires longitudinales, dont la contraction pourrait déterminer une augmentation de la lumière des vaisseaux en même temps que leur raccourcissement. On se représente alors la couche longitudinale comme formée par une assise de fibres à section circulaire ; les cercles en augmentant leur diamètre devraient s'écarter les uns des autres, si auparavant ils se touchaient et ne pouvaient s'aplatir mutuellement. Mais il est impossible de vérifier si cette dernière condition se réalise. Evidemment, il serait encore possible que le tonus de toutes les fibres musculaires fût influencé par l'action directe de fibres nerveuses affectées spécialement à la constriction ou à la dilatation.

Si l'on sectionne le sympathique cervical d'un lapin, les vaisseaux de l'oreille correspondante s'engorgent bientôt, et au toucher, cette oreille se trouve plus chaude que l'autre ; les différences entre les deux oreilles sont le plus développées un jour après la section, pour disparaître ensuite insensiblement. Le système nerveux central entretient donc, par l'intermédiaire du sympathique et de ces filets vaso-constricteurs, un tonus continu des vaisseaux auriculaires. Si la section du sympathique enlève aux muscles vasculaires cette cause d'excitation, les parois cèdent, sous la pression sanguine, plus qu'elles ne l'ont fait jusqu'alors. L'augmentation du tonus qui survient dans la suite est peut-être dûe à ce que des vaso-constricteurs arrivaient aux vaisseaux auriculaires par une voie différente, ou bien à ce que le tonus des cellules ganglionnaires périphériques (hypothétiques), ou le tonus des fibres musculaires elles-mêmes se rétablit peu à peu après la séparation d'avec le système nerveux central. La première de ces possibilités est prouvée pour l'oreille du lapin, qui reçoit des vaso-constricteurs par la voie du nerf grand auriculaire.

On détermine par action réflexe une dilatation des vaisseaux auriculaires du lapin quand on tétanise le bout central du nerf grand auriculaire coupé. L'excitation des nerfs centripètes s'accompagne généralement d'un rétrécissement des vaisseaux ; du moins c'est ce qu'on peut conclure de l'augmentation de pression mesurée dans la carotide ; cette augmentation est même d'autant plus grande que les troncs nerveux excités sont plus considérables. Il est donc probable que toute excitation douloureuse détermine par action réflexe, une dilatation des vaisseaux cutanés au niveau de la région excitée

douloureusement, et en même temps un rétrécissement du restant des vaisseaux, ce qui permettrait de comprendre certains phénomènes de l'inflammation. Les causes de l'inflammation sont écartées plus rapidement lorsque les vaisseaux sont dilatés ; c'est ce qui ressort du fait que, des deux oreilles d'un lapin qui ont été lésées de la même manière par une cautérisation de la peau, celle-là dont le sympathique a été coupé guérit plus rapidement.

L'influence psychique, automatique ou réflexe, sur la musculature vasculaire s'établit surtout par l'intervention d'une partie du système nerveux central qui est située sous le plancher du quatrième ventricule entre les stries acoustiques et le calamus ; c'est le centre vaso-moteur de la moelle allongée ; toute section de la moelle en un point distal de ce centre détermine un abaissement très considérable de la pression sanguine, en même temps qu'une dilatation générale des vaisseaux du corps ; mais si l'on excite la surface distale de la section, après que l'animal a été curarisé pour éviter les convulsions générales, en même temps qu'on pratique la respiration artificielle, on obtient une augmentation notable de la pression sanguine qui s'élève au-dessus de la normale. Les mêmes effets, mais avec une intensité décroissante, surviennent à mesure que la section de la moelle épinière se fait à un niveau plus distal. Cela nous indique que les vaso-constricteurs, descendant du centre vaso-moteur vers la moelle, quittent peu à peu celle-ci par les racines spinales. Quelques auteurs croient néanmoins que les racines de la moelle cervicale ne donnent point passage à ces fibres. La plupart des nerfs vasculaires qui se dégagent de la moelle épinière, se rendent d'abord dans le cordon du sympathique en passant par les rami communicantes blancs. L'excitation de la partie abdominale du cordon sympathique provoque généralement la pâleur et le refroidissement des pattes postérieures ; plus l'excitation est appliquée à un niveau élevé, plus les influences vaso-dilatrices et vaso-constrictives paraissent entrer en lutte ; l'excitation de la partie thoracique s'accompagne fréquemment de la dilatation. Sectionne-t-on le nerf splanchnique, tous les vaisseaux intestinaux se dilatent, et, comme la capacité du système vasculaire intestinal est très grande, la pression sanguine s'abaisse très notablement après la section du splanchnique, comme si l'on avait sectionné la moelle cervicale ; si on tétanise le bout périphérique du splanchnique sectionné, on obtient l'effet inverse, la contraction des vaisseaux intestinaux et une augmentation considérable de la pression sanguine.

Tous les nerfs vasculaires n'accomplissent pas leur trajet par le cordon du sympathique ; on connait notamment des exceptions dans le bassin et à

la tête; un exemple pris dans le bassin et bien étudié concerne les nerfs érecteurs du pénis chez le chien; chaque nerf érecteur prend son origine dans différentes racines sacrées voisines; la plus forte de ces branches d'origine ne reçoit point d'anastomose du sympathique, et, si on l'excite isolément, l'érection du pénis survient; les fibres des nerfs érecteurs se mêlent aux fibres des nerfs honteux, provenant du plexus hypogastrique, et les accompagnent vers les corps caverneux. L'érection est due à une dilatation des artères des corps caverneux qui se tiennent ordinairement fortement contractées, par conséquent à une action de nerfs vaso-dilatateurs, et ces derniers, au moins en partie, dérivent directement de la moelle épinière sans avoir passé par le cordon du sympathique. On a pu poursuivre les nerfs érecteurs jusque dans les racines sacrées antérieures; l'excitation centrifuge de ces racines, et non celle des racines postérieures, a provoqué l'érection. C'est un fait d'une importance particulière, d'avoir pu poursuivre ainsi des nerfs vaso-dilatateurs jusque dans les racines antérieures de la moelle épinière, parce qu'on a prétendu que les vaso-dilatateurs prennent leur origine dans les racines postérieures, affirmation dont l'exactitude imprimerait à la loi de Bell une restriction essentielle. Jusqu'ici la vaso-constriction a été observée toujours et uniquement lors de l'excitation centrifuge des racines spinales antérieures, jamais lors de l'excitation centrifuge des racines postérieures. Le nerf grand auriculaire du lapin renferme des vaso-constricteurs pour la circulation céphalique; ils dérivent du sympathique thoracique et du ganglion étoilé, par l'intermédiaire du nerf vertébral qui accompagne l'artère vertébrale jusqu'au niveau du 3e trou intervertébral où il rejoint la racine principale du grand auriculaire.

Outre le centre vaso-moteur de la moelle allongée, plusieurs postes centraux dont l'état d'excitation influe le tonus des vaisseaux sont encore distribués le long de la moelle épinière. De jeunes chiens, dont on a sectionné la moelle épinière à l'extrémité supérieure du renflement lombaire, peuvent survivre longtemps, et les régions vasculaires qui dépendent de la moelle lombaire peuvent chez eux récupérer les rapports normaux de tonus et de réflexes.

Le tonus des centres vaso-moteurs est entretenu probablement par l'excitation nerveuse qui y afflue continuellement de la périphérie, de sorte que le tonus vasculaire est essentiellement de nature réflexe; mais l'état d'excitation des centres nerveux dépend aussi de la composition du sang qui les arrose; en effet, l'asphyxie est précédée d'une élévation considérable de la

pression sanguine. Il est donc probable que le tonus des centres vasculaires est influencé aussi par voie automatique.

L'activité du cœur se trouve sous l'influence nerveuse; toutefois il continue à battre après qu'on a interrompu tous les liens nerveux qui le relient au système nerveux central; le cœur de grenouille peut même le faire très longtemps dans des conditions favorables et fournir ainsi des quantités considérables de travail; aussi les conditions et les manifestations de l'activité du cœur isolé ont été principalement étudiées chez la grenouille.

Le cœur de grenouille possède en différents endroits des amas de cellules ganglionnaires; les branches des nerfs vagues accompagnent les veines jugulaires, et, à l'embouchure de ces dernières, elles forment un plexus dans lequel sont dispersés des amas glanglionnaires microscopiques appelés ganglions auriculaires; de ce plexus sortent deux nerfs qui pénètrent dans la cloison inter-auriculaire et y sont munis de cellules ganglionnaires. Celles-ci pour une part sont isolées, pour une autre part elles forment des amas petits ou grands. Chacun des deux nerfs inter-auriculaires présente à la limite auriculo-ventriculaire un renflement constitué par l'interposition de cellules ganglionnaires nombreuses, le ganglion auriculo-ventriculaire ou ventriculaire. De ce glanglion ventriculaire sortent des fibres qui pénètrent dans la substance du ventricule, s'y ramifient, s'y anastomosent, et entourent les faisceaux musculaires d'un riche réseau de fibrilles dont les branches terminales s'arrêtent dans la substance contractile de chaque fibre.

En se basant sur une expérience ancienne et célèbre, l'expérience de Stannius, on a cru devoir considérer les cellules glanglionnaires du cœur comme des foyers d'où procède pour le cœur isolé l'incitation au mouvement avec régularisation de ce mouvement. Dans le cœur de grenouille, la systole commence par la contraction des parties cardiales des gros troncs veineux. De ces sinus veineux la systole passe aux oreillettes, de celles-ci au ventricule et atteint en dernier lieu l'origine musculeuse de l'aorte, le bulbe aortique. Si on met une ligature à la limite entre les sinus veineux et les oreillettes, on observe que les sinus veineux continuent à battre, tandis que le reste du cœur est immobile, et si l'on serre une seconde ligature sur la limite auriculo-ventriculaire, le ventricule recommence à battre. De cette expérience on concluait que le cœur de la grenouille possédait deux ganglions incitateurs au mouvement (ganglions excito-moteurs), l'un dans le sinus, l'autre dans le ventricule, puis un glanglion modérateur dans les oreillettes. L'action combinée des deux ganglions excito-moteurs aurait été plus forte que celle du ganglion

modérateur; mais celle de ce dernier aurait été plus puissante que l'action isolée du ganglion excito-moteur du ventricule.

Toutefois on n'est pas forcé d'admettre cette explication; car l'arrêt du cœur déterminé par la première ligature pourrait provenir d'une excitation du nerf vague, et le battement du ventricule, qui survient après la seconde ligature, d'une manière passagère d'ailleurs, pourrait s'interpréter par l'excitation des ganglions auriculo-ventriculaires.

Il est fort possible qu'on ait exagéré la signification des ganglions du cœur pour le rhythme de cet organe. Les muscles isolés du squelette ne présentent que dans des circonstances tout à fait particulières et peu étudiées, un mouvement en apparence spontané et rhythmique, soit, par exemple, les muscles couturiers de la grenouille placés dans certaines solutions salines diluées. Au contraire, on attribue à beaucoup de cellules ganglionnaires la propriété de dégager des impulsions motrices rhythmiques, et l'on crut devoir rapporter à des cellules ganglionnaires les incitations des mouvements rhythmiques exécutés par les fibres musculaires du cœur. Mais les éléments contractiles peuvent exécuter des mouvements rhythmiques dont la cause immédiate réside en eux-mêmes; c'est ce que prouve le fait, que le cœur d'un embryon bat déjà à une époque où il n'existe pas encore de cellules nerveuses. Les fibres adultes du myocarde ne possèdent plus cette propriété qu'à un faible degré. La pointe du cœur, soustraite à toute excitation extérieure, ne se contracte pas spontanément; il faut une excitation artificielle pour lui faire exécuter une ou plusieurs contractions. On avait aussi attribué aux fibres myocardiques la propriété de conduire l'excitation ; mais c'est très-improbable, vu la présence incontestable d'un riche plexus de fibres nerveuses dans tous les points du ventricule ; toujours est-il que les nerfs intracardiaques jouent un rôle important dans la conduction de l'excitation d'une partie du cœur vers une autre partie, spécialement des oreillettes vers les ventricules au-dessus de l'arc fibro-cartilagineux qui interrompt complètement la substance musculaire du cœur. Comme le cœur ne peut travailler avec utilité que si le début de la systole ventriculaire est séparé du début de la systole auriculaire par un intervalle de temps convenable, il est probable que cet intervalle est établi et régularisé par le séjour que fait l'onde d'excitation dans les cellules ganglionnaires des nerfs intracardiaques. Le plexus nerveux sensitif qui tapisse spécialement les valvules joue peut-être un rôle important dans la régularisation du rhythme cardiaque.

Quoique le cœur, privé de tout lien nerveux qui le réunisse au centre

nerveux, puisse continuer à battre, il ne s'en trouve pas moins normalement sous l'influence continue d'excitations nerveuses centrifuges ; or, on connaît deux catégories de fibres extracardiaques innervant le cœur ; les unes, excitées artificiellement, déterminent le ralentissement de l'action cardiaque en déterminant l'allongement du repos du cœur ; ce sont les fibres modératrices. Les autres augmentent la fréquence des battements du cœur ; ce sont les fibres accélératrices.

Les fibres modératrices utilisent pour la plupart, ou même exclusivement, la voie des nerfs vagues ; si l'on sectionne chez un animal le nerf vague à la région cervicale et si l'on place le bout périphérique sur une paire d'électrodes, on observe que les hémokymogrammes constituent des courbes dont la distance entre deux sommets voisins devient d'autant plus grande à mesure que l'intensité des courants tétanisants augmente. Comme la quantité de sang, qui s'écoule du système artériel vers les capillaires pendant chaque révolution cardiaque, augmente avec la durée de chaque systole, on observe que la pression sanguine moyenne s'abaisse ; si les excitants sont suffisamment intenses, ils peuvent même déterminer une suppression du pouls se prolongeant pendant plusieurs secondes. Si l'on observe cet arrêt sur un cœur mis à nu par l'ouverture du thorax, on voit que le cœur reste complètement relâché. Quand on découvrit l'action exercée par le nerf vague sur le cœur, elle attira grandement l'attention ; on s'était attendu à obtenir par la tétanisation d'un nerf allant au muscle cardiaque des contractions tétaniques, comme elles se présentent lors de l'excitation des nerfs moteurs se rendant dans les muscles correspondants du squelette, et, au lieu de ce résultat, on constatait un relâchement prolongé.

C'était le premier cas où l'on voyait l'intervention d'activité nerveuse avoir pour résultat l'arrêt d'une activité musculaire. Plus tard on apprit à connaître des arrêts de nature analogue exercés par l'intermédiaire du système nerveux central, et de là on incline à se représenter l'action d'arrêt exercée par l'excitation du vague comme se faisant par l'intermédiaire de ganglions intracardiaques ; toutefois, quelque doute s'impose encore à cet égard, parce que jusqu'ici on n'a pas réussi à démontrer des connexions entre les fibres du nerf vague et les cellules nerveuses du cœur ; l'existence de telles connexions est même niée expressément par des anatomistes compétents. Il serait, en effet, possible encore que les fibres musculaires du cœur se distinguent également à ce point de vue des fibres des muscles du squelette, qu'elles puissent subir, non seulement les influences excitantes, mais aussi les

influences modératrices des nerfs. Jusqu'aujourd'hui on n'a pu encore déceler dans les muscles du squelette aucune trace d'une telle propriété, mais on prétend qu'il existe quelque chose d'analogue chez les moules pour les muscles adducteurs composés de fibres lisses.

Le centre modérateur du cœur est situé dans la moelle allongée, au voisinage du centre vaso-moteur ; comme ce dernier, il envoie probablement chez l'homme, d'une manière continue, des excitations centrifuges qui mettent un frein à l'activité cardiaque ; toutefois, chez le lapin, la section des deux nerfs vagues dans la région du cou détermine rarement des modifications dans la fréquence du pouls, tandis que chez les chiens cette opération est suivie d'une accélération du pouls, de sorte qu'il faut déjà admettre chez ce dernier un tonus continu du centre cardiaque modérateur ; il en est probablement de même chez l'homme. Ce tonus est entretenu, en partie automatiquement, puisque lors de la dyspnée la fréquence du pouls diminue si les nerfs vagues sont intacts, en partie par voie réflexe. Certaines parties centripètes de l'arc réflexe sont contenues dans le vague lui-même et dans ses branches. Excite-t-on le bout central d'un pneumogastrique cervical sectionné, on obtient, aussi longtemps que l'autre vague est intact, un ralentissement du pouls. Les fibres centripètes du pneumogastrique qui participent à cette action proviennent probablement des poumons ; car on observe régulièrement chez le chien une accélération inspiratrice du pouls qui disparaît après la section des vagues, et même chez l'homme il se présente, au moins sous une respiration ralentie, une modification de la fréquence du pouls qui varie d'après les phases respiratoires.

Chez le lapin un petit nombre des fibres nerveuses (8 à 16) provenant du cœur forment un petit tronc nerveux distinct à côté du nerf vague et se dirigent vers le nerf laryngé supérieur avec lequel elles pénètrent dans le tronc du vague. Ce petit tronc nerveux a été nommé nerf dépresseur ; si on le sectionne à la région cervicale et si on excite son bout central, on obtient, tant que les deux vagues sont intacts, un ralentissement du pouls et un abaissement de la pression sanguine. On reconnaît que cet abaissement n'est pas dû seulement au ralentissement du battement cardiaque, comme c'est le cas pour l'excitation centrifuge du nerf vague, parce qu'il se présente encore à un degré marqué, quoique moins développé, si l'on excite le bout central du dépresseur après que les deux pneumogastriques ont été sectionnés à la région cervicale.

Le nerf dépresseur conduit donc des excitations, dont le mode de naissance dans le cœur est encore complètement inconnu, vers le système

nerveux central, d'où elles sont réfléchies de deux manières, d'abord vers le cœur, ensuite, probablement par l'intermédiaire des centres vaso-moteurs, vers les vaisseaux de la périphérie; la double action qui en résulte, le ralentissement du pouls et l'abaissement du tonus dans le système vasculaire, se superpose pour diminuer la pression artérielle à vaincre par le cœur; ce serait donc apparemment un effet approprié, si l'augmentation de la pression intracardiaque déterminait ce réflexe. Notons ici qu'en-dessous de l'endothélium qui recouvre les valvules, et même à d'autres niveaux de l'endocarde, existe un plexus nerveux terminal qui peut exercer une fonction centripète au point de vue qui nous occuppe. Sur le cadavre de l'homme on n'arrive point, par la dissection, à isoler, comme chez le lapin, un nerf dépresseur distinct; toutefois l'homme possède certainement des fibres nerveuses ayant la même fonction.

Un nerf centripète, important comme modérateur du cœur, est le nerf splanchnique; son excitation dans le domaine de l'innervation intestinale peut déterminer, par action réflexe, l'arrêt du cœur en diastole.

Les fibres nerveuses accélératrices sont amenées au cœur principalement par les voies du sympathique; quelques petites branches provenant du sympathique cervical contribuent à cette fonction exercée avant tout par les branches nerveuses qui partent du ganglion étoilé où elles sont amenées par le cordon du sympathique; ces fibres nerveuses sont fournies par les 5 rami communicantes supérieurs dans lesquels elles sont représentées en nombre croissant à mesure qu'on s'élève de bas en haut. Si on a isolé, chez un animal, des nerfs accélérateurs et si on les tétanise, on observe une accélération pulsatile due à un racourcissement du repos cardiaque; on pourrait même arriver peut-être à déterminer une abréviation de la période systolique. Il n'est pas nécessaire qu'une élévation de la pression sanguine survienne en même temps, parce que le cœur, se vidant plus fréquemment, peut se remplir moins bien pendant la période diastolique raccourcie et ces deux moments se faire équilibre.

Les fibres nerveuses accélératrices existent même dans le pneumogastrique cervical à côté des fibres cardiaques modératrices; si l'on fatigue par la tétanisation le bout périphérique d'un nerf vague sectionné, on aboutit fréquemment à voir qu'une nouvelle tétanisation détermine l'accélération du pouls au lieu d'un ralentissement.

L'action cardiaque modératrice déterminée par l'exitation du vague n'apparait pas, si l'on a soumis préalablement l'animal à l'influence de l'atropine;

la muscarine arrête le cœur en diastole, phénomène qui peut être écarté ou retardé par l'atropine. La digitale ralentit le battement cardiaque, probablement en agissant sur le centre modérateur cardiaque de la moelle allongée. Quand on administre la digitale à un individu dont les battements cardiaques sont très accélérés, on voit, en même temps qu'une diminution de la fréquence du pouls, la pression sanguine abaissée se relever de nouveau à une hauteur suffisante.

Une troisième *catégorie* de nerfs cardiaques, dont l'importance n'est pas encore précisée en ce moment, est constituée par les nerfs vaso-moteurs qui enlacent les vaisseaux sanguins du myocarde; tandis que le myocarde du cœur de la grenouille ne possède pas de vaisseaux à paroi propre, le myocarde des animaux plus élevés et de l'homme est irrigué par le système coronaire. Le système nerveux vaso-moteur, qui régit ce domaine vasculaire, doit évidemment, en rétrécissant ou en dilatant ce dernier, influer sur l'activité du myocarde.

Circulation lymphatique.

Le courant de la lymphe prend son origine, pour ainsi dire, dans les capillaires sanguins. Comme ceux-ci ne présentent nulle part dans leurs parois de lacunes histologiquement appréciables, et que ces parois permettant le passage du plasma peuvent faire barrière aux éléments formés, il faut que la lymphe sorte par des pores invisibles. Ce phénomène pourrait s'accomplir par filtration, si les parois vasculaires se comportaient comme des membranes animales mortes ; la force de pression, nécessaire à une telle filtration, est fournie par la différence de la pression liquide exercée d'un côté par le sang à la surface interne des vaisseaux et, d'un autre côté, par la lymphe à la surface externe des capillaires. Mais les parois capillaires sont constituées par des cellules vivantes qui peuvent, ou bien empêcher une simple filtration, ou bien, si elles la permettent entre leurs contours, la modifier par une activité propre ; ce dernier mode existe au moins de fait, si même toute la lymphe ne doit pas être considérée comme un produit de la sécrétion de l'endothélium capillaire ; cette influence spéciale fait qu'il existe des substances dont l'introduction dans le sang augmente la formation de la lymphe indépendamment d'une augmentation de la pression capillaire.

Si on injecte des quantités notables de sucre, d'urée ou de sels (sel de cuisine, sel de Glauber, salpêtre, etc.), le courant lympathique dans le canal

thoracique atteint une valeur multiple. La lymphe coulant plus rapidement est plus riche en eau que la lymphe avant l'injection. Comme la proportion d'eau augmente simultanément dans le sang, il est impossible que l'excès d'eau de la lymphe provienne du sang ; la source ne peut en être que l'eau d'imbibition des éléments tissulaires (cellules, fibres, etc.), eau d'imbibition qui passe dans la lymphe et ultérieurement dans le sang. Mais on peut démontrer, en outre, que la substance injectée dans le sang (sucre, sel de cuisine) apparaît dans la lymphe suivant un rapport centésimal plus élevé que celui trouvé dans le sang peu de temps après l'injection.

Cette modification de la concentration du liquide, lors de sa sortie des vaisseaux capillaires, ne peut être expliquée par la filtration ou l'osmose ; d'autres facteurs doivent entrer ici en jeu, et ces facteurs ont leur siège, soit dans les cellules vasculaires, soit dans les éléments protoplasmatiques des tissus traversés par les vaisseaux ; la lymphe et le sang ne peuvent s'enrichir en eau que si la substance arrivée dans la lymphe attire l'eau des éléments tissullaires ; cette eau est alors entraînée par les vaisseaux lympathiques, et pour une autre partie elle rentre dans le sang.

Une série d'autres substances déterminent aussi un accroissement de la formation de la lymphe, mais d'une manière tout à fait différente. Si on injecte dans le sang de l'albumine ou de la peptone, le courant du canal thoracique se renforce également ; mais la lymphe, au lieu de devenir plus pauvre en substances solides, s'enrichit au contraire, spécialement en substances organiques ; en même temps, le sang devient plus riche en parties solides, spécialement en hémoglobine ; alors que la pression sanguine n'est pas augmentée, et même abaissée notablement par la peptone, il s'échappe donc par les parois capillaires, avec une vitesse accélérée, une lymphe qui est plus riche en albumine que la lymphe normale. La perte rapide en liquide modifie le rapport des globules rouges au plasma sanguin en faveur des premiers ; aussi le pour cent du sang en substances solides, spécialement en hémoglobine, se trouve augmenté. La raison de cet accroissement de formation de la lymphe ne peut se trouver que dans les parois capillaires, soit qu'elles interviennent par une activité sécrétoire de leurs cellules endothéliales, soit que leurs cellules, altérées par les substances introduites, forment entre elles des crevasses.

L'échange liquide entre les carrières vasculaires de la lymphe et du sang joue un rôle important, quand surviennent des modifications rapides de la quantité de sang. Les hémorrhagies abondantes et subites, comme elles surviennent par exemple par lésions de grosses artères, abaissent immédiate-

ment la pression sanguine ; cet abaissement est très favorable pour éviter le danger immédiat de la perte de sang, parce qu'alors peut s'établir plus facilement, dans le vaisseau lésé et affaissé, une fermeture par coagulation du sang (un thrombus). Mais si la pression sanguine reste abaissée d'une manière continue, la nutrition du système nerveux central en souffrirait à un degré dangereux. Quand l'hémorrhagie n'a pas été trop considérable, la pression sanguine se relève aussi très vite à sa hauteur normale sans aucune intervention; ce résultat survient en partie probablement par rétrécissement des vaisseaux périphériques, mais aussi, en partie, par le retour du liquide du système vasculaire lymphatique et des éléments tissulaires dans la voie sanguine. Si l'hémorrhagie est tellement considérable que ce moyen ne suffit pas à l'organisme, on peut rétablir, au moins passagèrement, la pression sanguine nécessaire pour entretenir une circulation suffisante, en injectant dans les vaisseaux une solution de sel de cuisine à 3/4 % (transfusion de solution de sel de cuisine). Toutefois cette amélioration purement mécanique de la circulation ne persiste pas au-delà de 24 heures, et il faut alors avoir recours à la transfusion de sang vivant. Ce sang doit être pris chez un individu de la même espèce animale, ou, si tel n'est pas le cas, il ne peut pas au moins avoir la propriété de dissoudre les globules rouges du sang dont il faut augmenter la quantité. Le sang d'agneau, entre autres, semble inoffensif pour les globules rouges de l'homme. Il est évident qu'on ne peut injecter dans le système vasculaire que du sang défibriné. Il n'y a pas grand danger qu'on introduise une quantité de sang trop grande, au moins si l'on a la certitude que la source de l'hémorrhagie est fermée. Une pléthore artificielle, c'est ainsi qu'on appelle l'état de réplétion excessive du système vasculaire sanguin, disparaît très rapidement en cédant du liquide à la lymphe.

D'ailleurs, un liquide qu'on voudrait faire arriver promptement dans le sang ne doit pas pour cela être injecté directement dans le système vasculaire sanguin ; injecté dans le tissu conjonctif hypodermique ou dans la cavité péritonéale, il est résorbé rapidement ; pour la cavité péritonéale, le diaphragme joue un rôle particulier dans l'absorption. Si on a injecté dans le péritoine d'un lapin une quantité considérable de sang, celle ci y a disparu au bout de deux heures ; si on tue l'animal environ une heure après l'injection, on trouve que les vaisseaux lymphatiques du diaphragme, situés sur la surface pleurale, sont remplis de sang ; il est probable que la résorption s'est faite à travers le diaphragme, puisque la coloration par le nitrate d'argent a permis de démontrer, sur la face péritonéale du diaphragme, l'existence de lacunes régulières entre les cellules endothéliales (stomates).

Si le liquide sort du sang en plus grande quantité, il détermine à l'état anormal, dans les tissus ou les cavités naturelles, une accumulation de lymphe qu'on appelle oedème ; on ignore si la formation de l'oedème est dûe seulement à une augmentation de la sortie du liquide, ou bien si un ralentissement de l'écoulement à travers les vaisseaux lymphatiques y contribue.

Chez les animaux peuvent exister des appareils spéciaux qui aident à faire progresser la lymphe, ils se présentent sous forme de manchons constitués par des muscles striés qui entourent des régions déterminées des vaisseaux lymphatiques ; ces organes musculaires présentent une pulsation rhythmique et sont appelés cœurs lymphatiques. La grenouille possède quatre de ces cœurs lymphatiques, dont deux sont situés au point où les vaisseaux des pattes pénètrent dans le bassin ; on peut chez la rana temporaria les voir battre à travers la peau à côté de l'anus. Il existe des cœurs lymphatiques, non seulement chez les amphibies, mais également dans les extrémités inférieures de l'autruche. Des cœurs accessoires analogues se rencontrent encore sur les veines de l'aile de la chauve-souris et dans les artères caudales de l'anguille. Chez l'homme, les autres mammifères et les oiseaux, c'est l'ensemble de la musculature du corps qui agit comme un cœur accessoire faisant avancer le sang veineux et la lymphe. Tout mouvement musculaire étendu, qui est capable de modifier dans son domaine la distribution du liquide, doit, à cause des valvules veineuses et des vaisseaux lymphatiques, faire progresser le sang et la lymphe dans la direction du cœur.

CHAPITRE VIII.

RESPIRATION.

Grâce à la respiration, l'air pénètre en rythme régulier par le nez, la glotte et la trachée dans le thorax qui s'élargit; puis par le même chemin et en quantité égale, l'air est chassé du thorax qui se rétrécit. La signification que possède la respiration pour l'organisme doit ressortir de la comparaison établie entre la composition de l'air inspiré et celle de l'air expiré. Les différences entre ces deux espèces d'air sont multiples, mais celle qui offre la plus grande importance consiste dans le fait que l'air expiré est plus riche en acide carbonique et plus pauvre en oxygène que l'air inspiré, ce qui permet de conclure que l'organisme est le siège de processus chimiques analogues aux combustions; comme de tels processus sont à même de produire du travail, on doit s'attendre à ce qu'ils s'accomplissent dans les éléments des organes qui exécutent les fonctions. La totalité des processus chimiques, qui constituent la respiration, n'évolue donc pas dans un seul organe : aussi on distingue l'échange gazeux établi par les poumons entre l'organisme animal et le monde extérieur et on l'appelle *respiration externe*; puis l'échange gazeux qui s'effectue dans tous les autres organes, d'une part entre les éléments tissulaires en fonction et le liquide tissulaire, le sang d'autre part *(respiration interne)*. En outre, la transformation de substances qui a lieu dans le protoplasme vivant lui-même et qui détermine la combinaison de l'oxygène en même temps qu'elle met en liberté de l'énergie capable de fournir du travail et de former de la chaleur, est désignée sous le nom de *respiration intramoléculaire*, et on l'oppose au processus inverse qui s'accomplit dans les parties vertes des plantes sous l'influence des rayons solaires et qui est appelé assimilation par les botanistes.

La chimie de la respiration se comprend quand on songe que les cellules vivantes et les éléments tissulaires du corps animal puisent exclusivement dans cette énergie potentielle chimique, qui a été accumulée par l'assimilation dans le monde végétal, l'énergie nécessaire à la production de leur travail. La seule source, d'où coule abondamment l'énergie qui entretient la vie organique sur notre globe, est l'énergie du rayonnement solaire; celui-ci détermine,

d'une manière encore inexpliquée, dans les parties végétales à chlorophylle une élimination d'oxygène aux dépens de l'acide carbonique ; la séparation des atomes d'oxygène et de carbone exige une consommation de travail qui s'accompagne donc d'une perte d'énergie cinétique et d'un emmagasinement d'énergie potentielle chimique ; une quantité de travail égale à celle qui a été consommée pourra être exécutée lorsque l'oxygène se réunira au carbone et utilisera ainsi de nouveau l'énergie potentielle chimique.

Le processus de réduction de la plante fournit, d'une part, des molécules d'oxygène libre à l'atmosphère, puis, d'autre part, des composés chimiques, qui sont riches en carbone et en hydrogène, mais pauvres en oxygène. Les hydrates de carbone, les graisses et les substances albuminoïdes qui proviennent en ligne plus ou moins directe du processus de réduction des plantes, sont absorbés par l'organisme animal comme éléments nutritifs, incorporés par le protoplasme vivant et comburés pour entretenir ses fonctions.

L'oxygène nécessaire à ce processus de combustion est pris par les éléments tissulaires vivants, immédiatement dans le liquide tissulaire qui les arrose, médiatement à l'oxyhémoglobine des globules rouges qui traversent les capillaires. L'oxygène se transporte ainsi par voie de diffusion, des endroits de la plus haute tension dans le sang vers ceux de tension moindre, dans le voisinage immédiat du protoplasme avec lequel il se combine : on peut dire qu'une cellule active d'un animal à sang chaud s'évertue continuellement à créer dans son voisinage un vide d'oxygène.

Les produits chimiques de la combustion sont l'acide carbonique, l'eau et les produits azotés résultant de la décomposition de l'albumine. Les deux premiers seuls apparaissent dans l'air expiré. L'azote provenant de l'alimentation ne s'élimine qu'en quantité insignifiante, ou peut-être pas du tout, sous forme gazeuse.

La tension que possède l'acide carbonique dans le voisinage immédiat du protoplasme en activité s'accroit par la respiration intramoléculaire de ce protoplasme ; elle atteindrait même des valeurs nuisibles, c'est-à-dire, telles qu'elles empêcheraient la dissociation de l'acide carbonique formé dans la molécule vivante, si l'acide carbonique n'était emporté du voisinage de cette molécule vers des endroits où existe une tension moindre d'acide carbonique, c'est-à-dire normalement vers le sang des capillaires. Pour que le sang puisse entretenir, par le processus général de la respiration interne, la respiration intramoléculaire qui constitue la vie, il faut qu'il soit à même, dans les capillaires du corps, de céder de l'oxygène et d'absorber de l'acide carbonique.

Chaque fois qu'il traverse les capillaires pulmonaires, cette propriété lui est rendue par la respiration externe; toutefois cela n'est possible que dans le cas où l'air pulmonaire de son côté se revivifie à mesure qu'il cède son oxygène au sang et qu'il se charge de l'acide carbonique du sang, ce qui arrive lors de chaque expiration, car alors une partie de l'air pulmonaire est éliminée, puis remplacée par de l'air nouveau et pur lors de l'inspiration suivante.

Lors d'une respiration paisible dans l'air ordinaire, le fluide expiré par l'homme renferme environ 4 1/2 volumes pour cent d'acide carbonique en plus et environ 5 volumes pour cent d'oxygène en moins que l'air inspiré; la totalité de l'oxygène absorbé par le corps ne sert donc pas à brûler du carbone, une partie est employée à brûler de l'hydrogène. Le rapport de la quantité d'acide carbonique éliminé à la quantité d'oxygène absorbé est appelé le quotient respiratoire et s'écrit CO^2/O. Chez l'homme il constitue normalement une fraction irréductible et équivaut environ à $^9/_{10}$. Le quotient respiratoire devient plus petit par l'alimentation animale et par l'inanition; il augmente sous l'influence de l'alimentation par les hydrates de carbone et d'une activité musculaire notable. L'augmentation du quotient respiratoire qui survient dans ce dernier cas est due, au moins en partie, à ce que la combustion intramoléculaire qui produit le travail musculaire est déterminée partiellement par de l'oxygène qui s'était accumulé dans la molécule pendant le repos.

L'air expiré est plus chaud que l'air inspiré, il possède en moyenne la température d'environ 36° C. Comme l'air expiré est toujours saturé, en outre, par des vapeurs aqueuses, des quantités notables d'eau sont éliminées ainsi. L'échauffement de l'air inspiré et la vaporisation d'eau qui s'effectue le long des voies respiratoires pour saturer cet air soustraient de la chaleur au corps. En dehors de l'absorption d'oxygène et de l'élimination de l'acide carbonique, la respiration sert donc encore à l'élimination d'eau et de chaleur.

Pour se représenter, en valeurs absolues, la fonction respiratoire de l'homme, telle qu'elle se fait dans des circonstances ordinaires ou moyennes, on peut admettre que toutes les 24 heures il s'absorbe environ 520 litres d'oxygène (750 grammes), il s'élimine environ 450 litres d'acide carbonique (900 grammes), environ 500 grammes d'eau et une quantité de chaleur correspondant à 300 kilogrammes calories.

C'est ici le lieu de développer un calcul sur lequel on peut se baser pour évaluer la capacité du volume systolique du cœur. Des chiffres que nous avons donnés plus haut sur le contenu en gaz du sang, il résulte que le sang en passant de l'état veineux à l'état artériel, c'est-à-dire en traversant une

fois les poumons, absorbe 7,1 volumes pour cent d'oxygène. Des chiffres indiqués tantôt concernant le besoin journalier d'oxygène, il ressort que le volume d'oxygène absorbé en une minute équivaut à 360 cc.. Comme 100 cc. de sang en passant par les poumons absorbent 7,1 cc. d'oxygène, il faut que l'intensité du courant sanguin dans la circulation pulmonaire s'élève par minute à

$$X = \frac{360 \times 100}{7,1}$$

pour que 360 cc. d'oxygène puissent être absorbés dans les poumons par le sang en 1 minute. Pour qu'une intensité de courant d'environ 5070 cc. par minute soit entretenue dans la circulation pulmonaire, il est nécessaire que le ventricule droit projette à chaque systole 70 cc. de sang dans l'artère pulmonaire en admettant que le cœur batte 72 fois par minute. Evidemment le volume systolique du cœur gauche est égal à celui du cœur droit.

La consommation d'oxygène et la formation d'acide carbonique augmentent après les repas, lors d'un effort corporel, lors d'une élévation de la température du corps et dans la lutte contre l'influence d'un milieu froid. La courbe d'intensité rapportée à l'âge présente un maximum chez l'enfant (calculé pour l'unité du poids de corps); la courbe rapportée à la durée d'un jour a son maximum après le repas principal, le minimum au moment du sommeil le plus profond de la nuit; il existe aussi des maxima secondaires le matin après la sortie du lit comme après les repas secondaires, et des minima secondaires avant les repas. L'augmentation et la diminution de l'oxygène dans l'air inspiré, même dans de larges limites, n'exercent qu'une influence minime sur la consommation de ce gaz, laquelle est déterminée moins par la quantité d'oxygène offert que par le besoin des cellules vivantes elles-mêmes.

Quand bien même l'oxygène dans les alvéoles pulmonaires ne possède plus qu'une pression très faible, l'hémoglobine des globules rouges ne l'en absorbe pas moins, pour le céder ensuite au protoplasme des cellules en fonction qui l'attirent à elles avec une énergie encore plus grande. Si on laisse un animal respirer dans un air confiné, en prenant soin de faire absorber l'acide carbonique éliminé, toute la provision d'oxygène de cet air, à part quelques traces, est consommée par l'animal. L'absence complète d'oxygène devient très rapidement mortelle; toutefois le contenu en oxygène de l'air peut être diminué pendant longtemps de 12 % en dessous de la normale sans que la vie soit en danger, tandis que l'accumulation d'acide carbonique dans l'air inspiré est déjà mortelle alors qu'il s'y trouve d'une manière continue en même quantité, ou à

peu près, que celle du contenu en acide carbonique de l'air pulmonaire, c'est-à-dire 4 à 5 °/₀ chez l'homme. Cependant on supporte passagèrement une plus forte accumulation d'acide carbonique si en même temps l'oxygène ne fait pas défaut ; l'asphyxie est donc due le plus souvent à l'absence d'oxygène.

Si on arrête la respiration pendant longtemps et si l'on prend à des intervalles réguliers des échantillons de l'air pulmonaire, on trouve que le contenu en acide carbonique s'accroit d'abord rapidement, puis lentement, et ne dépasse pas la valeur d'environ 7 °/₀. La diminution du contenu en oxygène s'accroît proportionnellement au temps. Ce dernier fait prouve de nouveau ce que nous savons déjà, à savoir que l'absorption de l'oxygène s'opère indépendamment de la pression partielle, par suite d'une combinaison chimique avec l'hémoglobine. Le mode d'élimination de l'acide carbonique indique, au contraire, que le sang ne peut s'en décharger que dans la mesure de la supériorité de la pression partielle de son acide carbonique vis-à-vis de celui de l'air pulmonaire. Cette opinion est confirmée par l'expérience suivante chez le chien : si on introduit à travers une fenêtre trachéale un mince cathéter élastique dans une bronche et si l'on ferme l'extrémité supérieure du cathéter en même temps qu'on tamponne l'espace compris entre lui et la bronche en insufflant un petit ballon en caoutchouc qui entoure l'extrémité du cathéter, l'air stagne dans la partie pulmonaire appartenant à cette bronche, tandis que l'animal respire, avec la partie pulmonaire restante, d'une manière suffisante pour aérer normalement son sang ; la partie stagnante de l'air pulmonaire est donc en échange de diffusion avec du sang veineux à propriétés normales ; mais tel n'est pas le cas pour l'air pulmonaire de l'homme qui arrête sa respiration ; car alors cet air se trouve en présence d'un sang dont la veinosité augmente. On peut aspirer pour l'analyse dans un réservoir à mercure un échantillon de l'air emprisonné par le cathéter, et si on recueille en même temps, avec les précautions voulues, une petite quantité de sang veineux, on trouve que la tension de l'acide carbonique est légèrement plus élevée dans le sang que dans cet air. Le poumon ne semble donc pas posséder l'activité spéciale de transborder du sang l'acide carbonique à moindre tension dans l'air pulmonaire en acide carbonique à tension plus élevée.

L'air expiré renferme de petites quantités d'ammoniaque, d'hydrogène et d'hydrocarbures qui sont de peu d'importance, peut-être aussi des traces d'une ou de plusieurs substances nuisibles à l'organisme et possédant une tension de vapeur minime ; se trouvant dans l'air extérieur, elles acquérraient une tension partielle faible encore, mais suffisante pour empêcher leur élimination ultérieure par la surface pulmonaire, et elles pourraient ainsi devenir cause de

l'action nuisible exercée par l'air dans les locaux encombrés de monde ; car l'élévation de la température, l'accumulation de vapeurs d'eau et d'acide carbonique paraissent insuffisantes pour expliquer cette action nuisible.

L'air expiré par des individus sains est dépourvu de toutes ces petites particules solides qui sont suspendues dans tout air inspiré, excepté sur la mer et sur les hautes montagnes; ce sont elles qui font qu'un faisceau de rayons solaires, pénétrant dans une chambre obscure, devient visible ; on reconnaît qu'elles sont absentes dans l'air expiré en ce qu'on peut, à travers un tube en verre, marquer par le souffle un trou rond et noir dans ce faisceau de rayons. Les poussières en question se fixent sur la muqueuse humide des voies respiratoires; tant que la muqueuse est normale, elles sont pour la plupart transportées vers l'extérieur par les mouvements vibratils. Toutefois une partie d'entre elles pénètre dans les tissus et se trouve retenue par les glandes lymphatiques des bronches ; telle est la cause de la coloration noire, augmentant avec l'âge, que communiquent aux poumons et aux glandes bronchiques de l'homme les poussières charbonneuses. Comme les germes organisés pathogènes appartiennent à ce groupe de petites particules, on comprend qu'une muqueuse altérée dans le trajet respiratoire représente un vaste champ d'invasion pour les germes morbides.

Les conditions pour la purification, l'échauffement préliminaire et la saturation de vapeurs d'eau sont bien plus favorables si l'air passe par le nez que s'il est inspiré par la bouche. L'homme respire normalement (excepté quand il parle et quand il chante) par le nez ; plusieurs animaux ne peuvent même respirer d'une manière continue par la gueule ; c'est ainsi que la section du nerf facial est mortelle chez le cheval, parce que le jeu des muscles innervés par le nerf facial tenait les nasaux ouverts pendant l'inspiration. Les lapins dont on tamponne les deux fosses nasales meurent en-déans 24 heures.

L'homme est donc supérieur à différents animaux par la propriété de pouvoir se servir de la respiration buccale tout aussi bien que de la respiration nasale; toutefois il n'est pas convenable, au point de vue de la santé, de pratiquer la respiration buccale plus qu'il n'est nécessaire pour la phonation.

La mécanique de la respiration comprend les processus qui ont pour effet la rénovation de l'air dans les alvéoles pulmonaires ; or l'aération des poumons est le résultat d'un aggrandissement et d'un rétrécissement alternatifs de l'espace thoracique déterminés par l'activité musculaire. Quand tous les muscles qui agissent sur la forme et le volume du thorax sont relâchés, ni le thorax ni les poumons ne se trouvent dans leur équilibre. Tous les deux

atteignent seulement cet équilibre quand l'ouverture de la cage thoracique permet à l'air de pénétrer dans l'espace compris entre la paroi interne du thorax (plèvre costale) et la paroi externe des poumons (plèvre pulmonaire), espace occupé à l'état normal par une couche capillaire de liquide. Dès que l'air peut arriver dans l'espace pleural, celui-ci acquiert partout des dimensions sensibles, la paroi thoracique s'écartant vers le dehors, tandis que la surface pulmonaire s'écarte en dedans.

Si on pratique sur le cadavre humain l'ouverture du thorax après avoir relié hermétiquement la cavité de la trachée avec un manomètre, on observe, au moment de la pénétration de l'air dans l'espace pleural, un excès de pression d'environ 6 millimètres de mercure dans le manomètre de la trachée. Cette pression, appelée pression de Donders, est une mesure pour la force avec laquelle les éléments élastiques des poumons tendaient, avant l'existence du pneumothorax, à écarter les poumons du thorax. Cette tendance reste sans effet aussi longtemps que la pression atmosphérique ne peut se communiquer dans l'espace pleural et aussi longtemps que la pression de l'air des alvéoles est plus grande que la tension élastique des poumons.

Pendant le relâchement de tous les muscles respiratoires, la glotte étant ouverte, la pression de l'atmosphère règne dans les alvéoles. La pression dans l'espace pleural est diminuée de la valeur de la pression de Donders; car la pression atmosphérique, agissant sur la paroi pulmonaire par le côté interne et sur la paroi thoracique par le côté externe, se transmet dans l'espace pleural, diminuée d'une quantité égale au composant de la tension qui agit perpendiculairement sur les surfaces des deux parois élastiques. Ce composant qui est dirigé vers l'intérieur pour le poumon et vers l'extérieur pour le thorax, et qui doit être égal pour les deux pendant l'état de repos, a été mesuré pour le poumon à l'aide du manomètre comme pression de Donders. Avant de sacrifier des animaux et d'ouvrir le thorax pour mesurer la pression de Donders, si nous mettons la cavité de l'oreillette droite en communication avec un manomètre à minimum, celui-ci doit indiquer une pression de valeur à peu près égale (prise d'une manière absolue) à la pression de Donders. Désignons la pression atmosphérique comme le zéro de la pression; alors la pression de Donders mesurée dans la trachée lors de l'ouverture du thorax est affectée du signe positif, tandis que la pression minimale mesurée dans le cœur, le thorax étant fermé, est affectée du signe négatif. Abstraction faite du signe, ces deux valeurs ne sont pas absolument égales, ce qui est dû à ce que, pendant la diastole, un équilibre complet de pression n'a pas le temps de

s'établir, ou bien à ce que le péricarde interposé agit comme membrane élastique, ou bien à d'autres circonstances. L'égalité absolue devrait exister si on pouvait à la fin d'une systole amener le cœur dans le repos diastolique et fermer en même temps tous les vaisseaux, à part celui qui relie l'oreillette avec le manomètre. Il s'agit ici seulement de se faire, à l'aide de ce cas idéal, une idée claire sur le principe qui régit la relation entre la pression de Donders et la pression pleurale. La pression pleurale négative prend son origine dans la période embryonnaire où le thorax se développe plus rapidement que les poumons.

La pression dans la cavité pleurale est désignée comme négative parce qu'elle est moindre que la pression atmosphérique ; mais il faut bien retenir qu'elle possède, par rapport au zéro absolu de la pression (dans le vide), une valeur positive très considérable, valeur qui n'est inférieure à la pression atmosphérique que de la petite valeur absolue de la pression de Donders. La paroi thoracique et la surface pulmonaire pressent de part et d'autre sur l'espace pleural par l'excès de la pression atmosphérique sur la pression de Donders, et les deux surfaces pleurales sont pressées l'une contre l'autre avec une force égale, là où l'espace pleural est représenté seulement par une fente capillaire. Si la pression atmosphérique tombait en-dessous de la valeur de la pression de Donders, il faudrait que poumons et parois thoraciques, obéissant à leur force élastique, s'éloignent l'un de l'autre, même le thorax demeurant fermé ; l'adhésion capillaire pourrait tout au plus empêcher encore les surfaces de s'écarter. La pression de l'air est donc la condition fondamentale qui retient les poumons en état de dilatation, et qui les oblige à rester en contact avec le thorax lorsque celui-ci se dilate, et à se dilater de la même quantité.

Si le thorax se dilate par l'action des muscles qui s'insèrent sur lui, il faut que les poumons suivent cette dilatation aussi longtemps que la valeur absolue de la pression dans l'air alvéolaire est plus grande que la valeur absolue de la pression de l'espace pleural. La dilatation des poumons s'accompagne d'un accroissement de la force élastique qui tend à les rétrécir ; par conséquent, le composant de cette force qui agit perpendiculairement sur la surface pulmonaire et que nous avons désigné sous le nom de pression de Donders, s'accroît dans la même mesure. Tandis que la pression de Donders augmente, il survient une diminution de la valeur absolue de la pression pleurale, celle-ci ne devant pas être confondue avec la valeur de différence dont elle est inférieure à la pression atmosphérique. Cette dernière

grandeur, qui est considérée comme négative, parce qu'on est convenu de prendre la pression atmosphérique pour base dans le calcul de la pression, s'appelle d'ordinaire pression pleurale ; mais on fait bien de distinguer cette notion de la pression pleurale relative (négative) de la pression pleurale absolue (positive). La pression pleurale absolue possède une valeur positive qui est égale à la pression atmosphérique, diminuée de la pression pleurale relative ; lors de la dilatation du thorax, la pression pleurale relative augmente donc, tandis que la valeur absolue diminue. La force avec laquelle les deux surfaces pleurales sont pressées l'une contre l'autre est égale à la pression pleurale absolue. Lors de la dilatation maximale du thorax, la pression de Donders peut atteindre la valeur de 30 millimètres de mercure. Si la glotte était ouverte lors de la dilatation thoracique, la pression qui applique les surfaces pleurales l'une contre l'autre (pression barométrique, moins 30 millimètres de mercure) conserverait encore dans les conditions ordinaires une valeur notable. Si on se représente la glotte fermée lors de cette forte dilatation du thorax, on conçoit que la pression dans les alvéoles ne reste plus égale à la pression atmosphérique, parce que la même quantité d'air doit remplir un plus grand espace ; cependant même dans ces conditions la pression alvéolaire ne peut tomber en-dessous de la pression pleurale relative, de sorte que même alors une séparation entre les deux faces pleurales ne peut s'établir. Si le thorax se rétrécit pendant que la glotte reste fermée, l'air pulmonaire est comprimé, la pression dans les alvéoles s'élève, et comme la pression alvéolaire se transmet par la paroi pulmonaire dont la tension propre diminue, la pression absolue dans l'espace pleural s'élève en même temps ; cette dernière pression peut dans cette occurrence dépasser la valeur de la pression atmosphérique, de telle sorte que l'afflux du sang vers le cœur s'arrête. Aussi on peut par un effort expiratoire volontaire, la glotte étant solidement fermée, faire disparaitre son propre pouls. Cette expérience n'est pas sans quelque danger, parce que l'interruption de la circulation vers le système nerveux central peut amener la syncope. Si la glotte est ouverte pendant que le thorax se dilate, il ne survient qu'un abaissement passager de pression dans les alvéoles. A mesure que l'air renfermé dans le poumon se dilate au début de la dilatation pulmonaire, il s'établit une chûte de pression de l'ouverture nasale vers les alvéoles, qui a pour effet de faire affluer de l'air nouveau dans les poumons, et qui cesse d'exister dès que le poumon est rempli d'air sous la pression atmosphérique. L'inverse se présente quand le thorax se rétrécit pendant que la glotte est ouverte.

D'après la nomenclature en usage, appelons pression négative celle qui est plus petite que la pression atmosphérique, et pression positive celle qui est plus grande ; alors on doit dire que la pression dans les alvéoles est nulle, que la pression dans l'espace pleural est négative, quand les muscles respiratoires sont en repos et quand la glotte est ouverte ; ensuite que la pression dans les alvéoles devient passagèrement négative, lorsque le volume du thorax augmente sous la traction musculaire pendant que les voies respiratoires sont ouvertes, mais seulement aussi longtemps que cette augmentation thoracique s'effectue. Par contre, la pression négative dans l'espace pleural se trouve, vis-à-vis de la dilatation inspiratoire, dans une dépendance telle que la valeur plus grande de cette pression négative existe, non seulement pendant la transition, mais pendant toute la durée de l'état de dilatation. L'espace thoracique se rétrécit parce que les muscles inspiratoires cessent d'agir, ou parce que les muscles actifs de l'expiration entrent en activité ; alors la pression dans les alvéoles, les voies respiratoires étant supposées ouvertes, devient passagèrement positive, tandis que la pression négative dans l'espace pleural est diminuée d'une manière permanente. Aux variations continues de pression dans l'espace pleural qui proviennent des modifications de tension dans les parois pulmonaires, se superposent encore les oscillations passagères de pression qui dépendent des oscillations de pression de l'air alvéolaire et qui se transmettent dans l'espace pleural à travers la paroi mince des poumons. Les modifications permanentes de pression dans l'espace pleural sont proportionnelles à *l'étendue* des modifications de volume du poumon ; les oscillations passagères de pression dans les alvéoles et dans l'espace pleural sont proportionnelles à *la vitesse* avec laquelle les modifications de volume s'accomplissent, et, en outre, proportionnelles à la grandeur des résistances dans les voies respiratoires. Si la vitesse de l'expiration est grande, la fente glottique étant petite comme il arrive dans la toux, alors la pression dans l'espace pleural peut devenir passagèrement positive ; elle devient positive d'une manière continue dans l'expérience indiquée plus haut où l'on supprime volontairement son propre pouls par un effort expiratoire continu pendant que la glotte est fermée.

Les modifications respiratoires de pression dans l'espace pleural possèdent une influence réelle sur la circulation sanguine. A mesure que la valeur de la pression pleurale négative s'accroît pendant l'inspiration, la grande différence d'épaisseur entre les parois veineuses et les parois artérielles favorise l'afflux sanguin vers le thorax par les veines intrathoraciques à un plus haut degré

que l'écoulement par les artères intrathoraciques n'est retardé. Le cœur se remplit mieux alors de sang pendant la diastole et peut, pendant la systole, projeter sans obstacle cette plus grande quantité. Toutefois la pression pleurale négative agit également en sens inverse de la contraction cardiaque ; mais normalement cette dernière intervient toujours avec une énergie plus que suffisante. D'après cela on devrait s'attendre à une élévation de pression sanguine comme effet de l'inspiration, et à un abaissement de pression sanguine pendant l'expiration, effets qui deviendraient apparents avec quelque retard. Mais en fait ces relations ne sont pas aussi simples et quelques autres facteurs interviennent encore.

Les vaisseaux qui parcourent le poumon se comportent comme des tubes ménagés dans l'épaisseur d'une membrane élastique. Nous avons démontré, par les expériences schématiques, que la capacité de tels tubes augmente lorsque des forces parallèles à leur axe longitudinal étirent cette membrane, et que la capacité diminue lorsque des forces, dont la direction dans le plan de la membrane est perpendiculaire à l'axe longitudinal des tubes, étirent cette membrane ; la diminution de la capacité s'accentue notablement lorsque la membrane est étirée uniformément dans toutes les directions de son plan. C'est ce dernier effet qu'on doit s'attendre à observer pendant la dilatation inspiratoire des poumons, et de fait on l'a constaté sur les poumons retirés de la cage thoracique. La capacité des vaisseaux pulmonaires est plus petite dans les poumons dilatés, plus grande dans les poumons affaissés. Quand la capacité des vaisseaux pulmonaires diminue lors de l'inspiration, l'afflux sanguin dans les veines pulmonaires vers le cœur gauche s'accélère tout d'abord. Mais ensuite, à travers les vaisseaux pulmonaires rétrécis et allongés qui augmentent les résistances du courant, moins de sang peut s'écouler, dans l'unité de temps, du cœur droit à travers ces vaisseaux, et ainsi l'afflux sanguin vers le cœur gauche se trouve diminué pendant la seconde partie de l'inspiration. Inversément, il faut que, lors de l'expiration, il s'écoule d'abord moins, puis plus de sang pendant l'unité de temps vers le cœur gauche, et qu'ainsi la pression sanguine dans les artères du corps soit entretenue d'une manière, d'abord moindre, puis plus vive. C'est donc à cette circonstance qu'il faut attribuer ce fait, que les ascensions et les descentes qui peuvent s'observer sur les courbes de la pression sanguine en dehors des oscillations pulsatiles, qui affectent la même fréquence que les mouvements respiratoires et s'appellent *oscillations respiratoires de la pression sanguine*, ne sont pas exactement synchroniques avec l'inspiration et l'expiration, mais présentent des déplacements de phases qui peuvent être

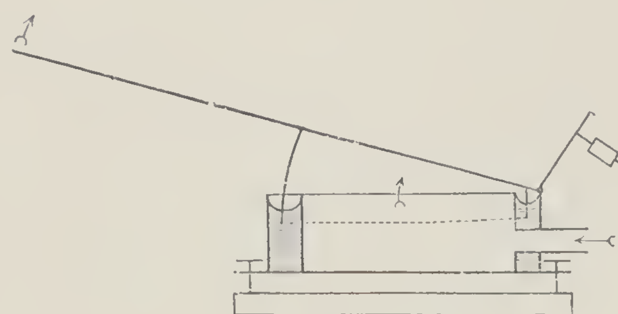
différentes chez les différents animaux, et même chez le même animal dans des circonstances variables. A cela s'ajoutent encore d'autres complications qui proviennent des influences qu'exerçent les oscillations de pression abdominale sur l'afflux sanguin dans le thorax, comme aussi les modifications de la fréquence du pouls qui se présentent chez divers animaux d'une manière très nette en synchronisme avec le rythme respiratoire ; ainsi chez le chien et le porc, une accélération inspiratoire du cœur constitue la règle ; ces animaux présentent généralement, lors d'une fréquence naturelle du pouls et de la respiration, une élévation de pression sanguine qui est synchronique avec l'inspiration ; au contraire, après l'atropinisation qui supprime l'oscillation de la fréquence du pouls, les variations de pression se succèdent dans un ordre inverse, comme chez les animaux dont la fréquence du pouls est naturellement uniforme et dont la respiration est plus rapide, tels le lapin, le veau, le mouton et le cobaye. On en conclut que l'accélération inspiratoire du pouls, ayant pour effet d'élever la pression sanguine, agit si rapidement que l'effet s'en fait sentir dans la même inspiration, mais que les autres facteurs de l'inspiration ayant également pour effet d'augmenter la pression sanguine surviennent avec un tel retard que leur action, lors d'une fréquence respiratoire normale, peut apparaître pendant l'expiration consécutive. En faveur de cette interprétation parle encore le fait que, même chez les animaux dont le nombre de pulsations est uniforme dans les deux phases de la respiration et qui présentent une fréquence minime de respiration, comme la poule et l'oie, ou dont la fréquence respiratoire a été abaissée artificiellement, l'augmentation de la pression sanguine se développe déjà complètement pendant l'inspiration, et que l'expiration consécutive évolue avec un abaissement de la pression sanguine. Comme l'accélération inspiratoire du pouls est généralement peu développée chez l'homme, excepté quand il ralentit volontairement la respiration, on est en droit de s'attendre à ce que les oscillations respiratoires de la pression sanguine évoluent chez lui, non d'après le type du chien, mais plutôt d'après celui du lapin, c'est-à-dire avec un abaissement de pression pendant l'inspiration, comme effet de l'expiration précédente.

Que les oscillations respiratoires de la pression sanguine dépendent, d'une manière prédominante, des oscillations de pression pleurale, cela ressort des particularités que ces oscillations présentent chez les lapins dont la trachée porte une canule à triple voie, de sorte qu'on peut les faire respirer alternativement par la canule ou par la glotte et le nez : or les oscillations affectent une intensité bien plus grande lorsque les animaux respirent par le nez que

lorsqu'ils respirent par l'ouverture trachéale, même quand l'étendue des modifications du volume respiratoire des poumons reste la même pendant les deux modes de respiration. La modification de la capacité des vaisseaux pulmonaires dépend uniquement de l'étendue de cette modification du volume pulmonaire, tandis que les oscillations de pression dans l'espace pleural dépendent aussi de la grandeur des résistances que rencontre l'air dans les voies aériennes; or les résistances sur le passage à travers la glotte et le nez ne sont pas peu considérables. Aussi la mensuration directe des oscillations de pression dans l'espace pleural pendant la respiration nasale et trachéale indique une supériorité notable en faveur du dernier mode de respiration. De cette cause peut également dépendre le fait, pour lequel on ne connaît jusqu'ici d'autre explication, qui consiste en ce que chez l'homme la glotte s'élargit lors de chaque inspiration (chez les animaux, la glotte et le nez). Si on ajoute à cela que l'inspiration évolue plus rapidement que l'expiration, on peut regarder l'élargissement inspiratoire des voies aériennes comme un dispositif compensateur et approprié par lequel les oscillations pleurales de pression évoluant en sens divers sont équilibrées dans leurs effets.

Les modifications positives et négatives maximales de pression qui peuvent être produites dans l'air alvéolaire pendant la fermeture des voies aériennes par un effort musculaire volontaire, inspiratoire ou expiratoire, se mesurent à l'aide de l'appareil appelé *pneumatomètre*, constitué simplement par un manomètre à mercure muni d'un tube, d'une embouchure et d'un robinet. Après une inspiration profonde on place l'embouchure dans la bouche, on ferme les narines avec la main, et on souffle aussi fortement que possible. Quand on ne peut plus pousser plus loin l'effort, on ferme le robinet et on note le niveau du manomètre. On procède d'une manière inverse pour mesurer l'aspiration qu'on peut produire avec le thorax; il faut seulement prendre garde alors de ne pas faire intervenir la langue et de ne pas aspirer par un mouvement de langue agissant en guise de piston. Par ce dernier mouvement on peut évidemment élever le mercure dans un tuyau étroit à une hauteur très considérable. La plus grande pression expiratoire mesurée par le pneumatomètre équivaut en moyenne chez l'homme à 87 millimètres de mercure (pression positive), et la plus grande aspiration inspiratoire en moyenne à 57 millimètres de mercure (pression négative). Pour enregistrer chez l'animal et chez l'homme l'étendue et l'évolution des modifications de volume du thorax, on se sert de l'*aéropléthysmographe*. Cet instrument comprend une boite rectangulaire à

doubles parois latérales et frontales. Entre les doubles parois se trouve de l'eau; dans l'espace intérieur, de l'air; dans ce dernier espace aboutit, par le fond ou par la paroi frontale postérieure, un conduit d'air. Un couvercle formé de minces lamelles de mica plonge par ses bords dans l'eau et ferme en haut cet espace d'air pur; il peut tourner autour d'un axe se trouvant au-dessus de la paroi frontale postérieure. Si on expire et inspire alternativement dans le conduit d'air, le couvercle se lève ou s'abaisse d'une manière correspondante, et étant muni d'un levier inscripteur qui prolonge un de ces bords longitudinaux supérieurs, il peut inscrire ses mouvements sur un tambour noirci mis en mouvement, Le couvercle doit être équilibré dans toutes les positions qu'il peut occuper; pour atteindre facilement ce but il est constitué par des minces lamelles de mica. A raison de la minceur des parois du couvercle il se fait que le volume d'eau refoulé par ces parois est très petit; par conséquent la poussée est également très petite, et les modifications de la poussée, selon que les parois plongent plus ou moins profondément, sont encore beaucoup plus petites. La valeur des ordonnées des courbes décrites par les excursions du couvercle est graduée empiriquement et indiquée en centimètres cubes. Si on respirait directement par le conduit d'air de l'aéropléthysmographe, la ventilation du poumon serait insuffisante par suite de la petitesse du volume d'air confiné; c'est pourquoi on laisse l'homme ou l'animal respirer dans un réservoir suffisant, dont on renouvelle l'air dans l'intervalle des expériences, et qui se trouve relié par un tube avec le conduit d'air de l'aéropléthysmographe. Dans les courbes fournies de cette manière par l'aéropléthysmographe, les élévations indiquent l'expiration, les descentes l'inspiration.



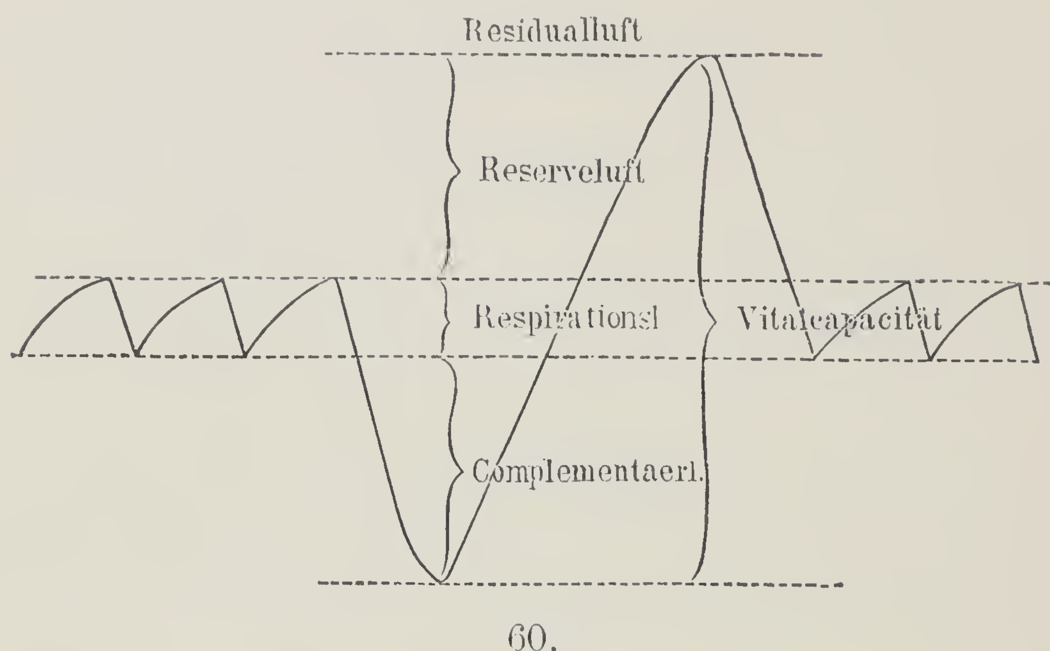
59.

Les courbes volumétriques obtenues chez l'homme normal respirant paisiblement (fig. 60, à gauche) montrent que l'inspiration, dans son ensemble, évolue plus rapidement que l'expiration; la première présente pendant toute son évolution une vitesse sensiblement uniforme, tandis que la courbe de l'expiration est d'abord également raide, mais devient ensuite de plus en plus inclinée. A la fin de l'expiration le mouvement de l'air est minime ou nul, tellement qu'on peut donner à cette phase respiratoire le nom de pause; dans la respiration ordinaire, dont la fréquence, chez l'homme, équivaut environ à 16 mouvements respiratoires par minute, cette pause est à peine marquée. Si la respiration se ralentit, par exemple pendant le

sommeil, c'est principalement la durée de la pause qui augmente. La distance verticale entre les sommets et les points rentrants de cette courbe mesure la grandeur dont le volume thoracique à la fin d'une inspiration ordinaire dépasse ce même volume à la fin d'une expiration ordinaire ; on nomme ce terme *air respiratoire ;* il équivaut à 500 jusqu'à 700 centimètres cubes. On appelle *volume respiratoire* la quantité d'air qui passe dans le poumon dans l'unité de temps, par exemple, dans une minute : il est égal au produit de l'air expiratoire multiplié par le nombre de respirations et représente *l'effet utile de l'effort respiratoire.* L'aéropléthysmogramme permet également de se faire une idée concernant la grandeur de cet effort. Il y a lieu de considérer ici que le thorax n'est pas rentré dans sa position d'équilibre à la fin de l'expiration normale, mais qu'il en reste éloigné dans le sens inspiratoire. On peut s'en convaincre chez l'animal si on met subitement tous les muscles dans l'état de relâchement par une piqûre habilement faite dans la moelle cervicale pendant qu'on enregistre les courbes volumétriques de la respiration : cette courbe décrit aussitôt une ligne droite située à un niveau plus élevé que le sommet expiratoire. Ainsi donc, le volume du thorax est plus petit dans la position cadavérique qu'à la fin de l'expiration normale, par conséquent l'effort respiratoire s'accroît avec l'étendue et la durée de la dilatation inspiratoire et peut être mesuré par la surface délimitée, en haut par la ligne de la position cadavérique, en bas par la courbe respiratoire. Cette mesure ne peut être indiquée en valeur absolue ; toutefois on peut dire que l'effort respiratoire doit avoir augmenté quand cette surface a augmenté, soit que la courbe respiratoire tout entière se trouve abaissée, soit que les inspirations deviennent plus profondes, soit encore que ces inspirations se ralentissent. L'augmentation de l'effort respiratoire peut, mais ne doit pas s'accompagner de l'augmentation de l'effet utile de la respiration ; ainsi l'augmentation de la durée inspiratoire accroît l'effort, mais non l'effet utile. Le rapport entre l'effort et l'effet utile constitue une mesure de *l'appropriation du type respiratoire.*

Si on fait exécuter par l'homme dont on enregistre la courbe respiratoire l'inspiration la plus profonde, et, immédiatement après, l'expiration la plus complète, on obtient une courbe présentant une descente très marquée, suivie immédiatement d'une ascension très élevée; la distance verticale entre la descente et l'élévation mesure la grandeur de la modification volumétrique que le thorax peut subir sous l'influence de la volonté, c'est la *capacité vitale.* La capacité vitale comprend trois termes : premièrement l'air respiratoire ; secondement le volume dont le thorax peut encore se dilater à la fin d'une

inspiration ordinaire par un effort inspiratoire forcé *(air complémentaire)*, et troisièmement le volume dont l'espace thoracique peut encore se rétrécir à la fin d'une expiration ordinaire par une impulsion expiratoire volontaire toute



60.

particulière *(air de réserve)*. L'air complémentaire est sensiblement égal à l'air de réserve et chacun d'eux équivaut environ à 1500, jusqu'à 2000 centimètres cubes. Si ces deux termes sont différents, on peut tirer de leur rapport une conclusion sur la distance inspiratoire moyenne dont le thorax est éloigné de sa position cadavérique : cette distance est d'autant plus grande que le rapport de l'air de réserve à l'air complémentaire est plus grand.

Le poumon renferme encore une quantité notable d'air à la fin de l'expiration forcée, ce qui constitue l'*air stationnaire*. Sa quantité ne saurait être mesurée d'une manière directe ; on a cherché à la déterminer par le procédé suivant : un ballon de caoutchouc renferme environ 500 centimètres cubes d'hydrogène pur ; à la fin d'une expiration on aspire ce gaz par la bouche, le nez étant fermé ; on insuffle dans le ballon environ la même quantité d'air ; on répète cette opération environ 5 fois jusqu'à ce qu'on puisse admettre qu'un mélange intime d'hydrogène avec l'air pulmonaire se soit établi ; on détermine alors le contenu en hydrogène de l'air insufflé en dernier lieu dans le ballon. Supposons que ce contenu équivale environ à 12 % ; si on désigne par x la quantité d'air qui était dans les poumons au début de l'expérience, on obtient, en supposant, ce qui est assez probable, qu'une quantité négligeable d'hydrogène a été absorbée par les voies aériennes, l'équation $\frac{(500 + X)\,12}{100} = 500$.

Il s'ensuit que la valeur de X équivaut à 3666 centimètres cubes : or après

soustraction des 600 centimètres cubes de l'air respiratoire et des 1500 centimètres cubes de l'air de réserve, la quantité de l'air stationnaire se trouve être de 1500 centimètres cubes. Les valeurs de l'exemple choisi constituent les moyennes de la réalité.

On peut essayer aussi de déterminer la valeur de l'air stationnaire à l'aide de l'aéropléthysmographe. La disposition de cet appareil, lorsqu'il est destiné à l'homme, est telle que le réservoir à air ne peut pas seulement être intercalé entre la bouche ou le masque respiratoire et l'aéropléthysmographe proprement dit, mais aussi que la personne en expérience peut se placer à l'intérieur de ce réservoir. Le sujet en expérience respire alors, par un tube perçant la paroi, dans l'air libre, et une quantité d'air correspondant à celle de l'air inspiré s'échappe de ce réservoir pour passer dans l'enregistreur volumétrique dont il élève le couvercle. On obtient alors des courbes renversées, de manière que les élévations de la courbe indiquent les inspirations, et non pas les expirations comme dans la méthode décrite d'abord. L'extrémité extérieure du tube, par lequel la personne en expérience respire, est munie d'un tube latéral relié à un manomètre à mercure et se termine par un morceau de tube en caoutchouc. Le ménisque mercuriel de la branche libre du manomètre porte un flotteur dont la tige est munie d'une plume inscriptrice, de sorte que les oscillations du manomètre peuvent s'enregistrer en même temps que la courbe volumétrique de la respiration. On enregistre d'abord une partie d'une courbe respiratoire ordinaire; puis, à un signal donné, on ferme le bout de caoutchouc de l'extrémité du tuyau respiratoire et la personne en expérience fait un effort inspiratoire qui n'aspire pas d'air dans les poumons, mais dilate l'air existant en ce moment dans les poumons et abaisse le manomètre soumis à cette aspiration; les deux valeurs correspondantes des modifications du volume et de la pression, qui s'accomplissent simultanément sur la même quantité d'air, sont enregistrées. A l'aide de ces données on peut calculer, d'après la loi de Mariotte, le volume de cette quantité d'air avant sa dilatation, donc sous la pression barométrique. Avant de clôre l'expérience on détermine encore la capacité vitale. Si nous désignons par V la quantité d'air à déterminer, par B la pression barométrique, par d la valeur double de l'oscillation de l'inscripteur manométrique, et par v la modification correspondante de volume qui est donnée par la courbe volumétrique, on obtient les équations:

$$BV = (B - d)(V + v)\,;\ V = \frac{v\,(B - d)}{d}.$$

De la valeur ainsi obtenue pour V, on soustrait la valeur volumétrique de la capacité vitale, valeur qui est donnée par la courbe volumétrique à partir du début de l'effort inspiratoire jusqu'au maximum de l'expiration ; on obtient ainsi le terme, air stationnaire. Les valeurs obtenues par cette méthode sont un peu plus fortes que celles fournies par la méthode décrite d'abord. D'une manière générale, on peut admettre que, chez l'homme normal, l'air stationnaire équivaut environ à la moitié de la capacité vitale.

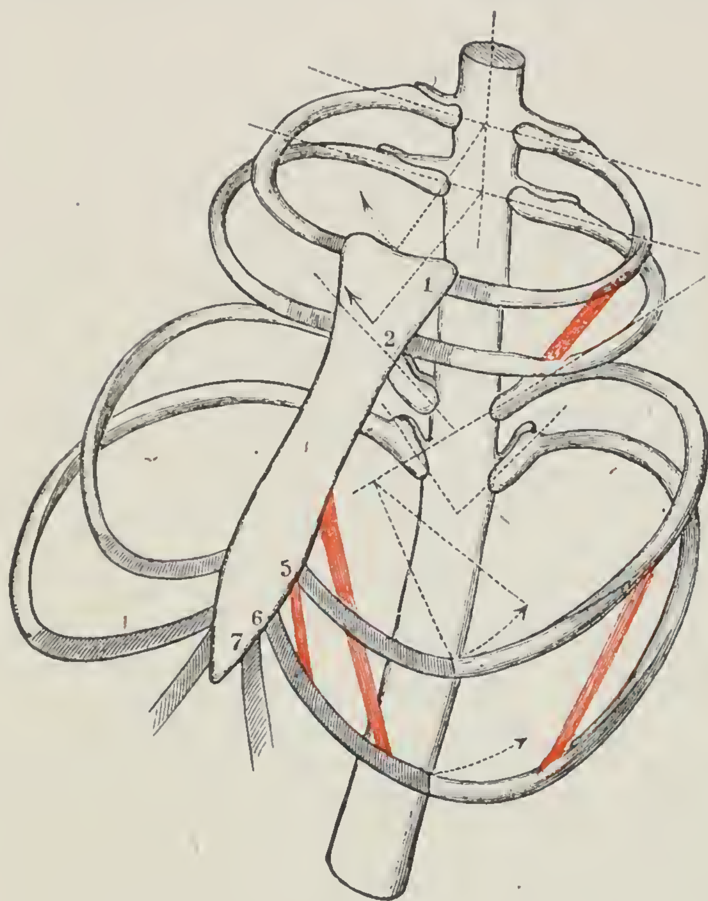
La nécessité de l'existence d'un espace résidual ressort encore du fait qu'on ne réussit pas, même en opérant sur le poumon retiré du thorax, à en chasser tout l'air par une pression uniforme exercée avec une intensité quelconque sur la face externe ; il est manifeste que cette compression a pour effet de faire disparaître plus tôt la lumière des petites bronches que celle des alvéoles. Si on veut amener un poumon isolé à un état où il ne contienne plus d'air comme c'était avant la naissance (état atélectasique), il faut y faire circuler de l'acide carbonique ; on abandonne ce poumon, ainsi rempli d'acide carbonique, à lui-même, le gaz est absorbé complètement par les parois humides, et on obtient un poumon atélectasique.

Si chaque alvéole contient encore de l'air après une expiration forcée, la somme de cette quantité d'air représente nécessairement une valeur notable. L'air stationnaire possède pour les fonctions du poumon une double signification. Le rapport entre l'air de réserve plus l'air stationnaire d'une part, l'air respiratoire d'autre part, détermine l'effet de ventilation de chaque mouvement respiratoire ; or, en prenant comme base les valeurs admises plus haut, ce rapport est d'environ 6 : 1, de sorte que, lors de chaque mouvement respiratoire, environ 1/6 de l'air vicié dans le poumon serait remplacé par de l'air frais. Mais une certaine partie de l'air inspiré se trouve encore perdue pour l'effet de ventilation ; car la quantité d'air assez considérable qui trouve place dans les voies respiratoires jusqu'au niveau des alvéoles, tout en étant chauffée et saturée de vapeurs d'eau, est expulsée de nouveau sans que son contenu en acide carbonique et en oxygène soit à peine changé. D'après cela, en se plaçant au point de vue téléologique, la valeur indiquée plus haut pour l'air résidual peut paraître trop élevée. Mais, d'autre part, les oscillations de la pression alvéolaire et pleurale doivent se montrer d'autant plus faibles que l'air résidual est plus grand. Chaque modification volumétrique amène d'abord une modification de tension de l'air alvéolaire qui n'est compensé que par l'afflux d'air dans les voies aériennes. Ces modifications de tension sont d'autant plus petites que la modification de volume s'effectue dans un volume d'air plus considérable.

A la fin d'une expiration ordinaire, le volume thoracique est plus grand qu'après la paralysie de toutes les influences musculaires, c'est-à-dire plus grand que dans l'état cadavérique. Ce dernier état représente une position d'équilibre, qui dépend uniquement des forces élastiques du thorax et des poumons, forces qui agissent en sens opposé dans l'état cadavérique. Pendant la vie le thorax reste d'ordinaire (toujours, à la fin de l'expiration ordinaire), éloigné de sa position d'équilibre dans la direction inspiratoire, à tel point que la force élastique de la paroi thoracique agit dans le même sens que la force élastique des poumons. Les muscles inspiratoires sont donc tendus d'une manière permanente, plus fortement pendant l'inspiration que pendant l'expiration. Au tétanos à intensité constante des inspirateurs se superpose donc un tétanos d'intensité variable. L'augmentation de la tension tétanique des muscles inspiratoires détermine la dilatation inspiratoire du thorax, et la diminution de ce tétanos détermine le rétrécissement expiratoire ordinaire.

La colonne vertébrale, la cage thoracique avec le sternum et le diaphragme se partagent la délimitation du thorax. Chaque côte osseuse se fixe à la colonne vertébrale de telle manière que sa tête glisse dans une cavité articulaire du corps de la vertèbre et son tubercule contre la surface articulaire de l'apophyse transverse; les ligaments de ces articulations sont relativement tendues, en sorte que les mouvements de ballottement interviennent peu; le mouvement principal de chaque côte consiste en une rotation autour d'un axe qui passe par la surface d'articulation avec la vertèbre et par la surface d'articulation avec l'apophyse transverse, et dont la direction est environ la même que celle du col de la côte; chaque côte tourne donc autour de sa partie cervicale; la direction de toutes les parties cervicales est approximativement horizontale, mais s'écarte à des degrés différents de la ligne transverse pour les côtes de numéros d'ordre différents; c'est uniquement pour les arcs costaux supérieurs, dont les parties cervicales sont dirigées transversalement, que les côtes appartenant au même arc possèdent un axe commun de rotation affectant une direction horizontale et transverse. Par conséquent, les arcs costaux supérieurs possèdent un mouvement de rotation dont la liberté serait complète si les parties du sternum qui réunissent chaque arc étaient isolées les unes des autres. Ainsi on peut tirer par les arcs costaux supérieurs un plan qui passe simultanément par l'axe de rotation commun aux côtes droites et gauches correspondantes, par toute la longueur des côtes elles-mêmes et par leur point d'attache au sternum; ce plan est incliné en avant pendant le repos; un mouvement de rotation qui les rapprocherait du plan horizontal serait

complètement libre, excepté que la face antérieure de la partie sternale appartenant à l'arc costal devrait en même temps modifier son inclinaison par rapport à la verticale ; comme les parties sternales appartenant aux arcs costaux plus inférieurs ne peuvent suivre cette inclinaison au même degré, il s'ensuit que le mouvement même de l'arc costal le plus supérieur n'est pas libre. Ce mouvement pourrait encore être libre si les côtes étaient réunies au sternum par des articulations mobiles ; mais les cartilages costaux sont soudés solidement, d'une part avec le sternum, d'autre part avec les côtes osseuses, de sorte que les dépendances de mouvement créées aux côtes par la réunion sternale des arcs costaux doit avoir pour effet la torsion du cartilage costal (et aussi, mais à un plus faible degré, des côtes osseuses) autour de leur axe longitudinal.



61

Le premier et le second arc costal nous présentent à l'état relativement pur le type des côtes supérieures ; en effet, comme leurs axes de rotation ont une direction horizontale transverse, le mouvement de chaque point de ces arcs s'opère, quelles que soient les forces qui l'ont déterminé, dans un plan vertical, parallèle au plan médian. Comme les mouvements ne dépassent jamais le plan horizontal passant par l'axe de rotation, il s'ensuit que tous les points de ces arcs se déplacent simultanément, en avant pendant l'élévation, en arrière pendant l'abaissement. Le mouvement présente donc le plus d'étendue dans les points les plus éloignés de l'axe de rotation, c'est-à-dire au sternum : pendant le soulèvement inspiratoire de la cage thoracique, le manubrium se dirige en avant, le diamètre sagittal du thorax augmente donc en cet endroit, tandis que le diamètre transverse ne se modifie pas.

Plus on descend le long de la colonne vertébrale (portion thoracique), plus on trouve que la direction des apophyses transverses des vertèbres s'écarte de la direction transversale ; les parties cervicales des côtes prennent une direction

de plus en plus antéro-médiane et postéro-latérale; les axes de rotation des côtes qui forment le même arc costal se coupent sous des angles dont les sommets sont situés en avant de la colonne vertébrale, mais dont la direction reste approximativement horizontale; en même temps la forme des côtes se modifie notablement; on ne peut plus tirer un plan par chacun des arcs costaux. Si on se représente qu'un plan soit conduit par le point d'intersection des deux axes rotatoires d'un arc costal inférieur et par la partie du sternum qui correspond à cet arc, on voit que ce plan est incliné en avant, la partie sternale de l'arc costal est située plus bas que les articulations costales avec la colonne vertébrale; à cet égard il n'existe qu'une différence graduelle par rapport aux arcs costaux supérieurs. Mais, tandis que dans les arcs costaux supérieurs les parties latérales sont situées également dans ce même plan incliné en avant, dans les arcs costaux inférieurs au contraire les parties latérales s'écartent encore plus vers le bas. L'écart le plus notable vers le bas se trouve, pour chaque arc costal, environ au point de réunion de la partie osseuse des côtes avec les parties cartilagineuses, de sorte qu'il se forme à ce niveau un angle ouvert en haut. Cette disposition est déjà marquée au cinquième arc costal et s'accentue de plus en plus dans les arcs inférieurs. Considérons d'abord quel mouvement doit se produire dans une des côtes, par exemple la 5e ou la 6e, si l'union avec le cartilage était sectionné; le mouvement serait une rotation libre autour de l'axe rotatoire horizontal ayant une direction oblique postéro-latérale et antéro-médiane; chaque point de la côte se meut donc dans un plan perpendiculaire à l'axe rotatoire, et ce plan possède une direction verticale postéro-médiane et antéro latérale.

L'arc situé dans un tel plan et décrit par une de ces côtes se mouvant librement appartient à un quart inférieur de cercle. Par conséquent, lorsqu'un point costal s'élève, il se déplace en avant et en dehors; les deux composants de ce mouvement sont d'autant plus grands que le point considéré est situé plus en-dessous du plan horizontal de l'axe rotatoire, ou bien, ce qui revient au même, que ce point se trouve plus en-dessous du plan incliné passant par le point d'intersection des deux axes rotatoires et par la partie sternale du même arc costal. Comme nous l'avons vu plus haut, ce point est constitué par l'extrémité antérieure de la côte osseuse. Le composant latéral, qui manque aux arcs costaux supérieurs, est un effet de la disposition inclinée de l'axe rotatoire sur le plan transversal; il dépasse d'autant plus le composant antérieur que la disposition inclinée est plus grande. Le mouvement libre d'une côte appartenant à ce type contribuerait donc, par l'élévation de la

côte, plus à l'élargissement transversal du thorax qu'à l'agrandissement de son diamètre sagittal.

Considérons un arc costal appartenant à ce type, mais en connexion avec le sternum : le mouvement en avant, et notamment celui en dehors, de l'extrémité antérieure des côtes osseuses n'est plus libre ; il ne peut plus se faire qu'avec une torsion des côtes et des cartilages costaux autour de l'axe longitudinal, et avec un aplanissement de l'angle formé par le cartilage costal et la côte ; la déformation de l'axe longitudinal de ces parties, accompagnant l'aplanissement de l'angle, détermine également la naissance de tensions élastiques ; ces tensions élastiques sont d'autant plus petites que la partie cartilagineuse de la côte est plus longue et que sa réunion avec le sternum est plus relâchée; aussi la mobilité des côtes à partir du huitième arc augmente graduellement vers le bas; les onzième et douzième côtes sont même complètement mobiles.

Le thorax est fermé en bas par le diaphragme qui, de sa base insérée à la colonne vertébrale, aux côtes inférieures et à la pointe du sternum, s'élève comme une voûte dans la cavité thoracique ; la voussûre est conservée par la traction élastique qu'exercent les poumons ; le sommet de la voûte est aplati au niveau de la partie tendineuse du diaphragme ou centre tendineux ; des bords du centre tendineux les fibres musculaires du diaphragme se tendent vers leurs insertions inférieures en formant un arc convexe vers le thorax. Dans l'état cadavérique et dans la position de l'expiration ordinaire, la bande annulaire du diaphragme voisine de la base s'applique immédiatement contre la paroi thoracique ; si les fibres musculaires se contractent, elles tendent à abaisser le centre tendineux, à effacer l'arc latéral, à détacher la bande basale de la paroi thoracique ; ces trois moments contribuent à agrandir le volume du thorax. Mais l'effet utile serait diminué notablement par l'élévation et le rétrécissement de la ligne d'insertion du diaphragme aux côtes inférieures, si d'autres moments ayant un effet contraire n'intervenaient pas.

Le diaphragme forme la cloison supérieure de l'abdomen dont la cavité, pendant l'état de repos, possède à peu près la forme d'un ovoïde tronqué ; l'espace de cette cavité ne peut pas, lors de l'abaissement du sommet diaphragmatique, changer notablement de volume. A mesure que la surface diaphragmatique délimitant la cavité abdominale se rétrécit, les autres surfaces délimitantes tendent nécessairement à prendre la forme sous laquelle une plus petite surface corresponde au même contenu ; or, cette forme est celle de la sphère. Quand la cavité abdominale passe de la forme ovoïde à la forme sphérique, la base du diaphragme s'élargit et s'abaisse.

Cet antagonisme qui résulte nécessairement des dimensions de la cavité abdominale close et qui tend à empêcher que les côtes inférieures soient élevées et courbées en dedans par le diaphragme, est secondé par une traction musculaire agissant dans le même sens. On a observé chez l'homme, au cours d'opérations où l'abdomen était largement ouvert, que l'abaissement du diaphragme n'était pas accompagné d'une incurvation des côtes inférieures. Le muscle capable d'empêcher cette flexion est le dentelé postérieur et inférieur qui, s'insérant au fascia lombo-dorsal au niveau des vertèbres thoraciques inférieures et lombaires supérieures, se dirige obliquement en haut et en dehors vers les quatre dernières côtes qu'il peut abaisser et courber en dehors.

La plus forte contraction du diaphragme ne détermine qu'une faible aspiration de l'air si des muscles thoraciques n'entrent pas simultanément en activité. On peut s'en convaincre facilement chez le lapin si, immédiatement après l'avoir tué et fait cesser ainsi les mouvements respiratoires spontanés, on excite par des courants électriques les nerfs moteurs du diaphragme, c'est-à-dire les nerfs phréniques, alors que l'excitabilité des nerfs et des muscles persiste encore à un haut degré. L'aéropléthysmographe n'exécute, lors de la contraction intense du diaphragme, qu'une petite excursion, tandis qu'on voit toute la cage thoracique s'abaisser et s'affaisser. Cette disproportion entre le mouvement du diaphragme et celui de l'air devient plus marquée, quand on relie l'animal à l'aéropléthysmographe à l'aide d'un masque appliqué hermétiquement sur le nez et la bouche, la trachée étant fermée, au lieu d'établir la communication par l'intermédiaire d'une canule trachéale ; les résistances rencontrées par le mouvement de l'air dans la glotte et le nez sont considérables, et quand le diaphragme en contraction tend à augmenter le volume thoracique, l'augmentation s'opère d'abord par la dilatation de l'air qui se trouve dans les alvéoles : la diminution de la pression alvéolaire qui en résulte peut avoir pour conséquence que le thorax, non fixé d'ailleurs, soit comprimé par la pression atmosphérique qui pèse extérieurement sur lui, plus tôt que l'air, obéissant à la chute de pression qui existe depuis l'ouverture nasale jusque dans les alvéoles, passe par les voies aériennes où abondent les résistances. La connaissance de ces mécanismes présente un intérêt pratique ; car il s'ensuit qu'on ne peut pas espérer de ranimer un individu en pratiquant la respiration artificielle par l'excitation électrique du nerf phrénique ; heureusement, il existe des méthodes mécaniques efficaces ; la conséquence théorique est qu'on ne peut pas admettre l'existence d'un inspirium purement diaphragmatique ; lors même que le thorax ne s'élève ni ne se dilate sensiblement par l'inspiration, il n'en intervient pas moins des forces musculaires qui l'empêchent de s'abaisser et de se

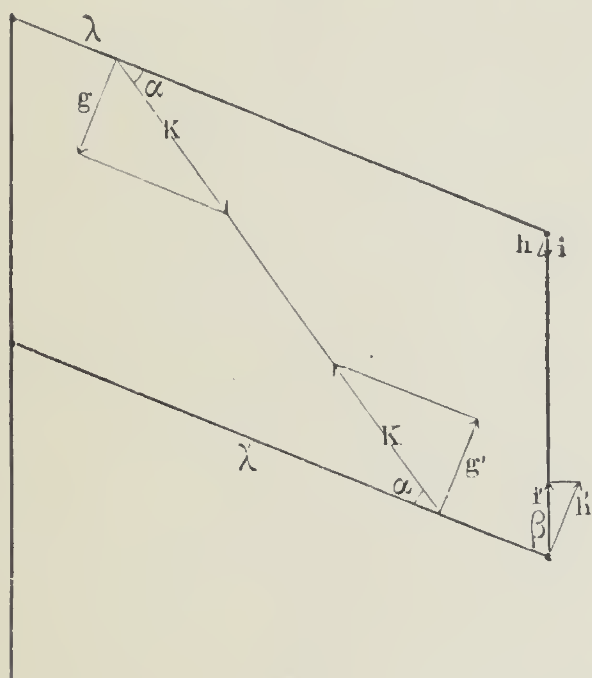
rétrécir; ces forces doivent être, au moins partiellement, les mêmes que celles qui déterminent ces modifications quand le thorax s'élève et se dilate sensiblement.

Les muscles thoraciques dont l'action inspiratoire se comprend le plus facilement sont les muscles scalènes. Comme ils descendent de la région cervicale du rachis vers les parties antérieures des arcs costaux supérieurs, ils doivent avoir pour effet de tourner ces arcs vers le haut autour de leur axe rotatoire transverse, ensuite de soulever et de dilater par l'intermédiaire du sternum le reste de la cage thoracique. Mais les muscles scalènes n'entrent en activité d'une manière visible et sensible qu'exceptionnellement, pendant un énergique effort inspiratoire. Ils paraissent être en repos lors des mouvements respiratoires ordinaires, même quand ceux-ci s'accompagnent d'une élévation et d'une dilatation marquées du thorax.

Sur le ligament de la nuque et sur les apophyses épineuses de la septième vertèbre cervicale et des deux premières vertèbres dorsales s'insère le muscle dentelé postérieur et supérieur qui se termine sur la face dorsale de la deuxième jusqu'à la cinquième côte; les muscles appelés élévateurs des côtes ont un trajet analogue; ils s'insèrent sur les apophyses transverses de toutes les vertèbres jusqu'à l'avant-dernière vertèbre thoracique. On attribue à ces divers muscles une action élévatrice sur la cage thoracique; mais comme cette élévation peut se faire seulement dans une large mesure quand chaque côte tourne autour d'un axe parallèle au col costal, l'action de ces faisceaux musculaires dont l'insertion costale est située presque dans l'axe rotatoire ou dans son prolongement, n'entre pas beaucoup en ligne de compte, Pour que ce fût le cas, ils devraient avoir un trajet plus long et s'attacher à des points costaux dont la distance verticale de l'axe rotatoire est assez notable. De fait, on peut se représenter les faisceaux de fibres des muscles intercostaux externes comme des prolongements des muscles précédents, interrompus seulement par chacun des arcs costaux comme par une inscription tendineuse : à ce point de vue on comprend aussi comment les faisceaux musculaires des intercostaux externes peuvent avoir une action inspiratrice. Mais un coup d'œil exact sur le mécanisme de cette action s'obtient par la voie d'une considération d'un autre genre.

Pour démontrer l'action des intercostaux externes on a construit l'appareil suivant : à une tige fixe, représentant la colonne vertébrale, sont articulées deux baguettes représentant les côtes, dont les extrémités sont réunies par un cadre permettant les mouvements de rotation et qui représente le sternum (schéma 62).Si l'on tend entre les baguettes costales une préparation muscu-

laire de grenouille dans la direction qui revient aux intercostaux externes et si l'on tétanise cette préparation, on observe que le sternum se trouve soulevé. L'application à ce schéma de la loi du parallélogramme des forces démontre que le raccourcissement du muscle doit avoir pareil effet. Dans la direction des fibres musculaires, aux points d'insertion supérieur et inférieur, agissent deux forces K égales, mais de sens opposé; chacune de ces forces peut être décomposée en deux composantes dont l'une agit dans la direction des côtes et n'entre donc pas en ligne de compte pour le mouvement, dont l'autre est perpendiculaire aux côtes. Cette dernière composante, g pour la côte supérieure, g' pour la côte inférieure, possède la valeur de K sin α, si nous désignons par α l'angle aigu compris entre le muscle et les côtes. Appelons λ et λ' les distances entre les insertions musculaires et la colonne vertébrale, et l la longueur totale de la côte qui est égale dans les deux cas; nous pouvons alors nous imaginer que les forces g et g', agissant perpendiculairement sur les côtes au point d'insertion du muscle, sont remplacées par deux autres forces h et h' ayant même direction, agissant sur les points de réunion entre les côtes et le sternum, et dont la valeur est donnée par les équations suivantes :



62.

$$h = \frac{\lambda}{l} K \sin \alpha$$

$$h' = \frac{\lambda'}{l} K \sin \alpha$$

Le seul mouvement que le sternum puisse exécuter dans ce système, représenté comme fixe à l'exception des quatre points de rotation, est celui d'une élévation ou d'un abaissement accompagné d'un déplacement parallèle à lui-même; appelons i et i' les composantes de h et h' agissant dans la direction du sternum; alors i agit dans le sens de l'abaissement et i' dans le sens de l'élévation. Si l'on désigne par β l'angle aigu formé par les côtes et le sternum, on a

$$i = \frac{\lambda}{l} K \sin \alpha \sin \beta$$

$$i' = \frac{\lambda'}{l} K \sin \alpha \sin \beta$$

$$\text{et } i' : i :: \lambda' : \lambda.$$

La composante de la force qui agit pour l'élévation du sternum est donc, vis-à-vis de la composante agissant pour l'abaissement, autant fois plus grande que la distance entre le point supérieur de l'insertion musculaire et la colonne vertébrale est contenue dans la distance correspondante inférieure. De même il est démontré, par l'expérience et le raisonnement, que des muscles ayant la direction des intercostaux internes doivent abaisser par leur contraction le cadre sternal et fléchir en même temps les côtes en dehors.

Ce schéma, dit de *Hamberger*, est encore exact pour les relations beaucoup plus compliquées de la cage thoracique; on peut s'en convaincre, au moins pour ce qui concerne les arcs costaux supérieurs, quand on se représente qu'un plan vertical est tiré par les articulations costo-vertébrales des première et seconde côtes et par le sternum. Si on projette sur ce plan les deux côtes avec leurs muscles intercostaux, on obtient le schéma de Hamberger, avec la seule différence que le mouvement du sternum sur les côtes n'est pas rendu possible par des articulations, mais par la déformation élastique des cartilages costaux. Ce qui est vrai pour la projection des côtes sur ce plan s'applique également aux arcs costaux eux-mêmes, du moins en ce qui concerne le signe de la somme des composantes des forces qui agissent dans le sens d'un déplacement vertical du sternum; toutefois pour obtenir la valeur absolue de cette somme, il faudrait avoir recours à des considérations beaucoup plus étendues.

Il est difficile d'appliquer aux arcs des 5e et 6e côtes le schéma de Hamberger; il vaut mieux ici de se représenter que l'action commune des muscles intercostaux externes et incartilagineux est dirigée de telle manière qu'elle tend à effacer l'arc ouvert en haut formé par les côtes osseuses et cartilagineuses; ainsi le point d'union des deux parties costales doit exécuter un mouvement en dehors et en haut, mouvement que la partie antérieure de la côte osseuse est en état d'exécuter, comme nous l'avons vu plus haut, par suite de la direction de l'axe rotatoire de la côte.

Supposons que, parmi les muscles thoraciques, les intercostaux externes et les intercartilagineux entrent seuls en activité; ils produiront nécessairement une modification de la forme du thorax telle que tous les diamètres longitudinaux, en outre à la partie supérieure surtout les diamètres sagittaux, dans les parties moyenne et inférieure surtout les diamètres transverses, soient augmentés. Le

résultat global est une augmentation considérable du volume thoracique, dans le cas où le diaphragme reste sur place ou même s'abaisse simultanément. Le travail total à fournir ainsi par les intercostaux externes et les intercartilagineux pour élever ces masses et vaincre les tensions élastiques est très notable ; on a même soutenu que l'épaisseur de leur couche musculaire, mesurée aux différents points du thorax, était trop petite pour développer la force nécessaire à un pareil travail. Mais il faut considérer que toute la longueur de l'espace intercostal entre en ligne de compte quand on mesure la section physiologique de ce muscle.

Le diaphragme et les élévateurs costaux agissent de concert lors de chaque inspiration normale, mais à des degrés divers. Si l'activité du diaphragme prédomine il existe un type respiratoire appelé *abdominal*, celui de l'homme, qui se caractérise par la voûssure de l'abdomen déterminée par l'abaissement du diaphragme. La respiration où les élévateurs costaux prédominent, de sorte qu'il se produit une élévation inspiratoire du thorax, constitue le type respiratoire *thoracique*, celui de la femme.

Si les puissances musculaires qui ont déterminé une inspiration s'affaiblissent, l'expiration survient nécessairement sans que d'autres muscles doivent intervenir, et cela par l'effet de forces que l'inspiration elle-même a développées. Telles sont, pour le type respiratoire purement abdominal, la traction élastique des parois pulmonaires dilatées, la tension des parois abdominales, et aussi, lors de la position horizontale, le poids des viscères abdominaux ; pour le type respiratoire thoracique ou mixte, il faut encore ajouter le poids de la paroi thoracique soulevée, puis les réactions élastiques des côtes tordues autour de leur axe longitudinal et fléchies suivant l'axe longitudinal, notamment dans leur partie cartilagineuse. Pendant la respiration lente et paisible, le rétrécissement expiratoire de l'espace thoracique paraît être abandonné à ces forces ; mais quand des quantités plus grandes d'air doivent circuler rapidement par l'étroite et longue voie respiratoire, il faut que des forces musculaires interviennent pour surmonter les résistances qui sont notables. Cette fonction incombe en première ligne aux muscles abdominaux et aux intercostaux internes.

Si la respiration est mise à contribution à un très haut degré, d'autres muscles viennent seconder l'inspiration ; tels les muscles scalènes, comme aussi les muscles pectoraux pourvu que les omoplates soient rejetées en arrière par la contraction des muscles rhomboïde et trapèze ou que la ceinture de l'omoplate soit fixée par les bras raidis ; dans l'expiration intervient alors le grand

dentelé. Avant chaque inspiration la glotte se dilate, pour se rétrécir ensuite sans toutefois atteindre la position cadavérique. Lors d'une respiration forcée la dilatation pré-inspiratoire de la glotte s'accompagne encore d'une dilatation analogue des narines ; en même temps le larynx exécute des mouvements d'abaissement et d'élévation synchroniques avec l'inspiration et l'expiration.

En ce qui concerne l'innervation de l'appareil respiratoire, les voies motrices principales sont les laryngés inférieurs pour la glotte, les phréniques pour le diaphragme, les nerfs intercostaux pour les muscles intercostaux et abdominaux. L'origine immédiate de ces nerfs — à part celle du laryngé inférieur — se trouve dans des cellules ganglionnaires groupées par segment dans les colonnes grises de la moelle épinière et distribuées sur une grande longueur de cet organe. Comme des mouvements respiratoires appropriés présupposent que les excitations de tous les muscles participants sont graduées avec précision en énergie et en synchronisme, on peut s'attendre à ce que les centres spinaux des muscles respiratoires soient reliés entre-eux et avec des centres coordinateurs situés plus haut, les centres respiratoires. Puisque l'inspiration et l'expiration exigent des coordinations propres, on peut admettre des centres coordinateurs spéciaux pour ces deux actes. Ces centres respiratoires auraient pour fonction de transmettre, d'une manière coordonnée et appropriée, aux centres spinaux des muscles respiratoires et, par l'intermédiaire des nerfs moteurs partant de ces centres, aux muscles eux-mêmes, les excitations qui leur arrivent par la voie centripète, par la voie du cerveau, ou qui naissent en eux-mêmes; comme substratum anatomique de tels centres on doit s'attendre à des amas de cellules ganglionnaires avec leurs voies afférentes et efférentes de conduction ; la localisation plus exacte de ces cellules appelle les considérations suivantes.

On peut enlever le cerveau jusqu'au niveau d'un plan qui passe par les tubercules acoustiques et le bord inférieur de la protubérance annulaire, sans que l'animal cesse de respirer spontanément d'une manière régulière et suffisante; d'autre part, les animaux adultes à sang chaud ne respirent plus spontanément quand on a séparé chez eux la moelle allongée de la moelle épinière au niveau de la pointe du calamus scriptorius; on doit donc admettre que les centres respiratoires sont situés dans la moelle allongée entre les deux surfaces de section qui viennent d'être indiquées. Toutefois, les animaux nouveau-nés à sang chaud continuent encore à respirer un certain temps après la décapitation,

du moins quand on leur a administré un peu de strychnine ; de là on s'est cru autorisé à conclure que les centres spinaux des muscles respiratoires possèdent, même pendant la vie ultérieure, une plus grande indépendance. Mais on peut démontrer avec assez de certitude que, pendant la respiration normale de l'animal adulte à sang chaud, les centres spinaux des muscles respiratoires ne reçoivent leur excitation que des centres respiratoires situés au-dessus de la moelle épinière.

Les voies qui leur amènent cette excitation se trouvent dans les parties médianes des cordons latéraux de la moelle épinière. Nous retrouvons la continuation des cordons latéraux dans la formation réticulée de la moelle allongée. Les relations de cette formation avec la voie de conduction respiratoire de la moelle cervicale, comme aussi sa constitution histologique (qui se caractérise par la présence d'un grand nombre de cellules et de fibres nerveuses fréquemment entre-croisées, ayant des relations avec les nerfs pneumogastrique, glosso-pharyngien et trijumeau), indiquent que cette formation est appropriée à servir de substratum anatomique au centre respiratoire. Les résultats fournis par des expériences d'excitation et d'extirpation prudemment faites confirment cette prévision.

La cause de l'incitation aux mouvements respiratoires régulièrement rythmiques doit être recherchée, sans aucun doute, dans les propriétés du sang; élève-t-on chez un animal le contenu du sang en acide carbonique en lui donnant à respirer un air riche en acide carbonique; les inspirations deviennent plus profondes et plus fréquentes. Le même phénomène apparaît quand l'animal respire un air très pauvre en oxygène. On semble très près de pouvoir conclure que, de même qu'ici l'activité inspiratoire est augmentée par une modification du contenu gazeux du sang, en première ligne par l'accroissement de l'acide carbonique, de même la respiration normale est entretenue par la présence constante de l'acide carbonique dans le sang. Cette conclusion se confirme encore si l'on considère la haute utilité qui reviendrait à une telle disposition. Les mouvements respiratoires servent à fournir de l'oxygène au sang et à le dépouiller de son acide carbonique. Le but ne peut être mieux atteint et le degré d'effort ne peut être mieux adapté au besoin de chaque instant que si l'acide carbonique lui-même du sang sert d'excitant pour le mouvement respiratoire; il est utile que l'acide carbonique agisse en première ligne, et non le manque d'oxygène, parce que l'accumulation d'acide carbonique n'altère pas d'une manière aussi intense les tissus vivants que le fait le manque d'oxygène. L'action prédominante de l'acide carbonique comme excitant respiratoire

assure ainsi ce résultat, que la respiration est d'ordinaire suffisamment abondante pour que le manque d'oxygène dans les tissus ne s'établisse pas même.

On a pensé jadis que les points où l'acide carbonique agit comme excitant respiratoire étaient situés à la périphérie, partie dans les poumons, partie dans les tissus eux-mêmes. D'après cette opinion, les mouvements respiratoires normaux devraient être rangés sous le type général des mouvements réflexes. Mais il paraît — quoiqu'il soit très difficile d'instituer des expériences absolument démonstratives à cet égard — que la respiration peut continuer régulièrement après qu'on a enlevé le cerveau et sectionné toutes les voies nerveuses centripètes qui arrivent à la moelle épinière cervicale. D'après cela, on doit admettre que les excitations nerveuses qui constituent la raison des mouvements respiratoires naissent dans les centres respiratoires eux-mêmes, sous l'influence du sang qui les traverse ; une telle naissance des excitations dans le centre nerveux est appelée *automatique;* toutefois cette expression n'est pas précisément heureuse, et on pourrait avec avantage y substituer celle d'*autochthone*, c'est-à-dire, née sur lieu et place, sous l'influence directe du sang ou plus exactement de la lymphe, en opposition à celle amenée par les voies de conduction nerveuse.

Mais si les mouvements respiratoires au point de vue de leur genèse ne doivent pas être considérés comme réflexes, il n'en est pas moins vrai que des excitations amenées par voies centripètes influencent effectivement leur évolution. Le plus important des processus réflexes qui entrent ici en ligne de compte est le suivant. Le pneumogastrique cervical donne passage à des fibres nerveuses centripètes qui viennent du poumon et vont au centre respiratoire de la moelle allongée ; les ramifications terminales de ces fibres dans le poumon sont excitées par chaque dilatation du tissu pulmonaire ; cette excitation, amenée au centre, exerce un arrêt sur l'inspiration ; si elle est plus intense, elle incite même les muscles expiratoires à l'activité. On peut s'en convaincre si l'on oblige un lapin à respirer par une soupape qui permet l'inspiration et empêche l'expiration : le poumon est tenu ainsi en état de dilatation ; la seconde inspiration par la soupape survient déjà avec un certain retard ; elle est plus profonde, parce que le contenu du sang en acide carbonique a augmenté ; elle détermine donc une dilatation encore plus grande du poumon ; l'inspiration qui suit est encore plus profonde et survient avec un plus grand retard, et ainsi de suite. Plus tard survient également une activité expiratoire des muscles abdominaux. Répète-t-on cette même expérience après que les deux pneumogastriques cervicaux sont sectionnés, l'animal continue à respirer dans le même rythme,

quoiqu'il s'établisse également une réplétion et une dilatation progressives des poumons. Les expirations actives restent absentes.

On peut se convaincre de la présence de ces fibres inhibitives dans les nerfs vagues d'une manière encore plus simple : on introduit dans la trachée d'un lapin une canule et l'on observe avec précision les mouvements respiratoires ; on ferme la canule trachéale exactement à la fin d'une inspiration ordinaire; or, l'inspiration suivante survient avec un retard plus grand que celui auquel on devait s'attendre d'après le rythme respiratoire antérieur ; on n'a introduit d'autres modifications que celles de tenir le poumon dans l'état de dilatation qu'il avait atteint par une inspiration ordinaire. L'effet inhibitif qui suit dépend des fibres du pneumogastrique, car il fait défaut quand les deux pneumogastriques ont été sectionnés à la région cervicale. L'existence d'une autre catégorie de fibres dans le pneumogastrique qui se comportent en antagonistes des premières, tant au point de vue de la cause excitante qu'au point de vue de l'effet réflexe, doit être déduite de ce fait, qu'une inspiration profonde survient au moment de la production d'un pneumothorax aussi longtemps que les pneumogastriques sont intacts. L'existence de ces deux catégories de fibres est établie au dessus de toute contestation par des expériences très variées. Nous trouvons donc dans le pneumogastrique cervical des fibres nerveuses qui sont excitées par la dilatation du poumon et qui exercent une action inhibitive sur l'inspiration, excitante sur l'expiration ; à côté d'elles, des fibres qui sont excitées par la diminution du volume pulmonaire et dont l'action réflexe consiste à stimuler l'inspiration.

A cause de la présence de catégories antagonistes de fibres nerveuses dans le pneumagastrique cervical, il n'est pas possible de prédire avec certitude quel sera l'effet de l'excitation électrique de ce nerf pour ce qui concerne la respiration ;toutefois, si le bout central d'un pneumogastrique cervical sectionné chez un lapin est placé sur les électrodes de la bobine secondaire d'un appareil à induction, on peut généralement trouver par tâtonnement des intensités de courant qui déterminent par leur application la fixation du diaphragme en tétanos inspiratoire ; on a prétendu avec persistance que toute excitation purement centripète du pneumogastrique détermine régulièrement cet effet ; mais des intensités électriques parfois très peu différentes des premières déterminent des réflexes respiratoires dans le sens de l'expiration.

En aucun cas l'excitation électrique du nerf ne peut servir à déterminer comment les deux catégories de fibres indiquées ci-dessus participent à la régularisation de la respiration normale ; on doit rechercher un moyen qui permette

d'interrompre brusquement la conductibilité dans le nerf vague sans provoquer en même temps une action stimulante; pour les nerfs moteurs de la grenouille, nous possédons un tel moyen dans l'ammoniaque : si on humecte un point du nerf sciatique d'une préparation neuro-musculaire avec une solution concentrée d'ammoniaque, l'endroit touché meurt et devient infranchissable pour l'onde d'excitation sans que le muscle présente le moindre mouvement. Mais ce moyen fait défaut quand il s'agit du nerf vague; si l'on sectionne l'un des nerfs vagues chez un lapin dont la respiration s'enregistre par l'aéropléthysmographe, la respiration revient au type normal quelque temps après la section; si l'on mouille alors avec de l'ammoniaque un point du bout central, on obtient généralement des réflexes respiratoires notables, surtout de nature expiratoire, caractéristiques d'ailleurs pour l'excitation chimique du nerf vague. Au contraire, si on place le bout central d'un vague cervical fraîchement sectionné, et cela à une certaine distance de l'extrémité sectionnée, sur une tige métallique refroidie notablement en dessous de zéro, le nerf se congèle aussitôt au point de contact sans que la courbe respiratoire présente une modification; si on tétanise en ce moment le nerf entre la tige métallique et la surface de section à l'aide des courants les plus intenses on n'obtient de même aucun effet; on a donc interrompu dans le nerf la conduction pour l'excitation sans avoir provoqué une action d'excitation. Si on place alors le nerf vague de l'autre côté, préparé d'avance mais non sectionné, sur une tige refroidie au même degré, on peut rapporter l'effet produit exclusivement à la cessation des excitations transmises normalement par le vague dans la direction centripète. Cet effet consiste en ce que la prochaine inspiration devient aussitôt plus profonde et plus prolongée, et que les respirations ultérieures évoluent autour d'un niveau moyen plus bas, en même temps que la période inspiratoire devient plus longue.

Le même phénomène se présente fréquemment si on soulève en dehors de la plaie le second pneumogastrique sur une baguette en verre et si on le sectionne avec des ciseaux très tranchants, de telle sorte que son bout central ne retombe pas dans la plaie. Quand on laisse ensuite ce bout central glisser de la baguette en verre, on obtient généralement un réflexe respiratoire qui est attribué à l'excitation du nerf par son propre courant, les tissus humides établissant la conduction entre la section transversale et la section longitudinale. Si la section des nerfs vagues a été accompagnée de phénomènes réflexes irréguliers, ce qui est le cas habituel quand on ne prend pas des précautions spéciales, la respiration régulière s'établit à nouveau après quelque temps, et

elle offre alors le type de celle décrite plus haut comme phénomène de la simple suppression. Ce type respiratoire, qui survient après la suppression de la régularisation réflexe par les nerfs vagues, doit être considéré comme extrêmement peu approprié. A cause de la position moyenne plus profonde du thorax et de l'inspirium plus prolongé, l'effort respiratoire est devenu notablement plus grand, tandis que le volume respiratoire, c'est-à-dire l'effet utile, n'est pas augmenté et peut même avoir diminué. C'est pourtant d'après le rapport de l'effort à l'effet utile qu'on doit juger du degré d'appropriation.

Après la section des pneumogastriques, la poitrine s'épuise en efforts inspiratoires excessifs et stériles. Si son jeu est approprié lorsque les nerfs vagues sont intacts, cela dépend manifestement de ce que chaque inspiration, ayant atteint une profondeur moyenne, s'établit à elle-même une limite par l'intermédiaire de la première catégorie des fibres pneumogastriques indiquées plus haut ; c'est ce qu'on appelle l'*autorégularisation de la respiration*. La production et la régularisation habituelles des mouvements respiratoires doivent donc être conçues en ce sens que le centre inspiratoire se trouve dans un état d'excitation continu par l'influence de l'acide carbonique du sang qui l'arrose ; cette excitation détermine comme résultat le mouvement inspiratoire ; celui-ci s'accompagne d'une dilatation pulmonaire qui excite les fibres pneumogastriques et l'excitation de ces dernières exerce une action inhibitive sur le centre inspiratoire, ce qui a pour effet d'arrêter l'effort inspiratoire et d'établir l'expiration. Le poumon se rétrécit donc, l'excitation des fibres pneumogastriques inhibitives de l'inspiration cesse, l'excitation dans le centre inspiratoire augmente de nouveau proportionnellement au contenu du sang en acide carbonique, et elle trouve son expression dans le mouvement inspiratoire qui suit.

Toutes les influences qui renforcent les mouvements respiratoires par l'intermédiaire de modifications qu'elles produisent dans les conditions de ventilation de la moelle allongée, ont un résultat commun, à savoir : les mouvements inspiratoires isolés sont renforcés et la distance moyenne du thorax de sa position d'équilibre dans le sens inspiratoire devient plus grande. Soit qu'on fasse respirer à un animal de l'air altéré par sa propre inspiration, ou bien de l'air dont le contenu en acide carbonique a été seul augmenté, ou bien de l'air dont le contenu en oxygène a été seul diminué ; soit qu'on diminue l'afflux du sang vers la tête par une compression vasculaire ; soit qu'on altère la circulation générale par une forte saignée, toujours est-il que la respiration réagit en renforçant son activité inspiratoire comme nous venons de l'exposer ; jamais les efforts expiratoires ne prédominent dans ces conditions.

Quand ces derniers se présentent, ils sont plus faibles que les efforts inspiratoires, de sorte qu'on peut les attribuer à une action réflexe déterminée par l'augmentation de l'ampliation pulmonaire. Nous n'avons donc aucun motif d'admettre que l'excitation naîtrait également d'une manière autochthone dans un centre expiratoire, cela serait seulement le cas pour le centre inspiratoire.

Par ce qui précède on comprend le rythme des mouvements respiratoires normaux; mais on ne peut oublier que la respiration se continue encore rythmiquement après la section des nerfs vagues, et cela sans qu'on puisse signaler des nerfs qu'on pourrait faire intervenir dans l'autorégularisation de la respiration. Il n'est même pas probable qu'une modification périodique du contenu gazeux du sang qui circule par la moelle allongée soit la cause du rythme des mouvements respiratoires après la section des pneumogastriques. Toutefois comme la respiration est alors lente, la possibilité subsiste qu'au moment où l'expiration commence il arrive dans la moelle du sang qui était entré dans le poumon au début de l'inspiration précédente et y avait été artérialisé; mais aucune preuve n'est fournie en faveur de cette possibilité. Il y aurait d'ailleurs à fournir alors l'explication de ces autres faits : la tête exécute encore des mouvements respiratoires rythmiques quand elle est séparée du tronc, et la respiration continue encore à se faire rythmiquement quand on arrête la circulation sanguine dans la moelle allongée par la ligature des quatre artères cervicales. Il ne reste donc plus qu'à admettre que le centre respiratoire, ou, pour mieux dire, les cellules ganglionnaires de ce centre possèdent la propriété essentielle de présenter des manifestations rythmiques d'activité sous l'influence de conditions constantes d'excitation. En outre, le rythme de cette manifestation d'activité doit être distingué d'un autre rythme à période bien plus courte ; car chaque excitation inspiratoire centrifuge est une excitation tétanique; on a démontré, notamment pour le diaphragme, que chaque mouvement inspiratoire isolé se compose d'un tétanos de courte durée formé par environ vingt contractions isolées à la seconde, et non par une secousse unique à évolution lente.

On peut interrompre le rythme des innervations respiratoires, sans nuire à l'organisme, en pratiquant la respiration artificielle. Si on introduit dans la trachée d'un animal une canule dont la branche externe présente une petite ouverture latérale et si on relie cette branche avec un soufflet, chaque compression de ce dernier refoule de l'air pur dans le poumon qui se dilate : quand le soufflet s'ouvre, le thorax et le poumon se rétrécissent de nouveau par leur propre élasticité et ils expulsent l'air par l'ouverture latérale de la canule. Si on produit de cette manière une plus large ventilation du poumon selon un rythme

plus fréquent que l'animal lui-même le ferait, les efforts respiratoires propres s'arrêtent bientôt, et si on interrompt après quelque temps la respiration artificielle, l'animal reste immobile sans respirer ; cet état d'*apnée* présente un grand intérêt, parce qu'il offre beaucoup d'analogie avec l'état du foetus avant l'interruption de la circulation placentaire. Les artères ombilicales conduisent au placenta le sang devenu veineux par la respiration interne des tissus foetaux, et là il est artérialisé par l'échange gazeux avec le sang maternel. Puis il est ramené au foetus par les veines ombilicales et distribué, avant toute altération, également aux vaisseaux de la moelle allongée. Déjà deux mois avant la naissance, l'appareil respiratoire du foetus humain est complètement préparé à fonctionner, puisque un enfant né prématurément à cet âge peut rester en vie par sa propre respiration. Si la respiration ne commence pas encore pendant la vie intra-utérine, c'est parce que l'artérialisation s'effectue dans le placenta; il faut toutefois admettre en outre que l'excitabilité du centre respiratoire chez le foetus avant la naissance est moindre que chez la mère, car le sang qui traverse chez le foetus la moelle allongée ne peut être plus artériel que le sang de la mère qui entretient chez elle, d'une manière continue, l'activité respiratoire. Lors de la naissance l'excitant respiratoire est subitement augmenté pour le foetus par l'interruption de la circulation placentaire, tandis que l'excitabilité du centre respiratoire augmente par suite des excitations puissantes, de nature mécanique et thermique, qui frappent toute la surface cutanée.

L'état d'apnée résulte toujours d'un certain rapport entre l'excitant respiratoire et l'excitabilité du centre respiratoire. Au moment où l'on interrompt la respiration artificielle, alors que l'animal est en apnée, l'air pulmonaire possède une composition qui est encore plus analogue à l'air atmosphérique que dans la respiration spontanée ; il est donc mieux en état d'artérialiser le sang qui passe par le poumon ; mais l'apnée a généralement une durée trop longue pour qu'on puisse l'attribuer uniquement à cette circonstance. En effet, si on a mis le cœur à nu chez un lapin en enlevant le sternum, sans ouvrir la plèvre, ce qui est possible chez cet animal à cause du volume et de la persistance du thymus, et si on a provoqué l'apnée par une respiration artificielle énergique, on observe, après l'interruption de la ventilation artificielle, que l'auricule droite présente sa coloration veineuse habituelle et que l'auricule gauche possède une coloration rouge écarlate très claire; cette dernière se fonce bientôt de plus en plus, moins rapidement toutefois que si l'on avait interrompu la ventilation habituelle du poumon en fermant la canule trachéale ; les respirations de l'animal commencent généralement à interrompre l'apnée, seulement

quand la coloration de l'auricule gauche est devenue notablement plus foncée qu'à l'état normal. Un sang qui élèverait chez l'animal ordinaire l'activité respiratoire bien loin au-dessus de la normale est donc d'abord juste à même d'interrompre l'apnée par des mouvements respiratoires excessivement faibles dont l'étendue n'augmente que peu à peu. L'influence de la respiration artificielle doit donc avoir diminué également l'excitabilité du centre respiratoire, ce qui survient probablement par l'intermédiaire des fibres nerveuses qui répondent à la dilatation des poumons par une inhibition sur l'inspiration. De fait, il devient beaucoup plus difficile, après la section des nerfs vagues, de produire une apnée qui se prolonge au-delà de la respiration artificielle.

On peut même provoquer l'apnée chez un animal sans avoir recours à la respiration artificielle ; il suffit à cet effet de diminuer l'excitabilité du centre respiratoire par rapport à l'excitant respiratoire. On peut chez le lapin lier les deux artères vertébrales et une des carotides sans que les courbes du volume respiratoire subissent des modifications notables. Si on comprime ensuite la seconde carotide, de sorte que le courant sanguin s'arrête subitement dans le cerveau, les mouvements respiratoires augmentent d'abord rapidement en profondeur et en fréquence ; mais bientôt, sans modifier leur profondeur, ils deviennent très rares, et l'animal tombe en convulsions épileptiformes. Le ralentissement de la respiration, comme aussi le relâchement expiratoire intense allant même jusqu'à la position cadavérique, indiquent qu'il existe une diminution de l'excitabilité du centre respiratoire telle qu'elle doit se présenter quand la consommation d'oxygène dans la moelle allongée s'arrête. Si d'une manière doucement progressive on pratique la compression de la seconde carotide, la respiration ne se modifie que peu et lentement ; si alors on donne subitement libre cours au courant sanguin dans la carotide avant que les convulsions soient survenues, l'apnée se présente. L'excitant respiratoire était devenu plus intense pendant la compression tandis que l'excitabilité s'était affaiblie ; sans cela, ici comme lors de la compression subite, on aurait dû voir survenir au début une augmentation considérable des mouvements respiratoires. Quand on donne subitement au courant sanguin son libre cours à travers le cerveau, l'excitant respiratoire diminue plus rapidement que l'état normal d'excitabilité se rétablit, et de là l'apnée. En tout cas, il faut également expliquer d'une manière analogue l'apnée qu'on peut observer chez les animaux auxquels on injecte rapidement dans une veine, après une saignée qui pourrait devenir mortelle, une quantité abondante de la solution physiologique

de chlorure de sodium à la température du corps. Cette apnée présente un intérêt particulier, car nous sommes ainsi prévenus qu'on peut la voir survenir également chez l'homme après la transfusion.

Parmi les voies nerveuses centripètes par l'intermédiaire desquelles les mouvements respiratoires habituels, s'adaptant à des circonstances particulières, peuvent être modifiés, il faut d'abord signaler le nerf trijumeau avec ses ramifications terminales dans la muqueuse nasale. L'excitation de cette muqueuse par des gaz caustiques, comme l'ammoniaque, détermine l'arrêt subit de l'appareil respiratoire, généralement dans cette phase respiratoire qui existait justement au moment de l'excitation. Un effet analogue est déterminé par une forte excitation de la partie de la muqueuse laryngienne située au-dessus de la glotte; ici c'est le nerf laryngé supérieur qui sert d'intermédiaire. Un chatouillement dans le nez provoque un complexus coordonné de mouvements respiratoires modifiés d'une manière particulière, qu'on appelle l'éternuement; celui-ci débute par une inspiration profonde, la glotte étant largement ouverte; puis, tandis que la cavité pharyngienne est fermée en avant par la langue et du côté nasal par le voile palatin, la musculature expiratoire se tend, de sorte que l'air du poumon et de la cavité pharyngienne est mis sous une haute pression et qu'au moment où la fermeture postérieure du nez se lève subitement un courant d'air de grande intensité passe par le nez et peut ainsi éloigner les causes du chatouillement.

L'excitation mécanique des muqueuses pharyngienne et laryngienne provoque des mouvements de déglutition; il en est de même quand on excite par l'électricité le laryngé supérieur auquel la muqueuse laryngienne emprunte ses fibres sensitives; la respiration s'arrête en état d'expiration lors de chaque déglutition; toutefois il survient pendant cet arrêt expiratoire un mouvement inspiratoire très bref et très rapide qu'on nomme respiration de déglutition; pendant qu'elle s'opère, la glotte reste fermée. La muqueuse du larynx au-dessus de la glotte est très peu sensible aux gaz et aux vapeurs. La muqueuse du tube respiratoire, à partir de la glotte jusqu'aux bronches, est innervée chez le lapin presque exclusivement par le laryngé inférieur; chez le chien le laryngé supérieur y participe par l'intermédiaire de l'anastomose de Galien; cette anastomose est moins développée chez l'homme que chez le chien, de sorte que, chez lui comme chez le lapin, le laryngé inférieur diminue de volume de bas en haut, tandis que chez le chien c'est de haut en bas. Aussi les réflexes des parties muqueuses que nous venons de citer s'établiront chez l'homme surtout par l'intermédiaire du laryngé inférieur. Le plus important

de ces réflexes est la toux qui peut déjà être provoquée par des excitants mécaniques très faibles. La toux est précédée par une inspiration étendue, puis s'établit une forte tension des muscles expiratoires qui, la glotte étant fermée, comprime l'air pulmonaire à un haut degré, de sorte que, au moment où la glotte s'ouvre, un courant d'air expiratoire très rapide s'élance vers le dehors.

La muqueuse trachéale est encore sensible à certains gaz et à certaines vapeurs ; citons ici spécialement le chloroforme, l'éther et le bromure d'éthyle qu'on donne à inspirer dans le but d'établir la narcose et qui modifient la respiration par voie réflexe en agissant sur la muqueuse trachéale ; sous leur influence, les mouvements respiratoires deviennent petits et fréquents ; toutefois ce réflexe est tout à fait passager; si on continue l'inhalation, une respiration étendue se rétablit, qui peut s'altérer dans la suite quand par une inhalation excessive on altère les centres nerveux. La muqueuse des voies respiratoires semble complètement insensible à partir du hile des bronches.

La respiration n'est pas seulement influencée par les réflexes ayant leur point de départ dans le poumon lui-même ou dans les voies respiratoires ; toute excitation douleureuse provoque par voie réflexe — en partie par des arcs réflexes courts à travers les centres spinaux des muscles respiratoires — une expiration active. Des excitations non douloureuses appliquées sur les régions sensibles ont un effet différent d'après la nature de l'excitant et d'après la région atteinte : la projection d'eau froide sur la partie supérieure du corps, notamment sur la nuque, provoque chez la plupart des hommes une forte inspiration.

Quand la température générale du corps s'élève il survient un type respiratoire particulier qu'on peut appeler *tachypnée* : la respiration devient très rapide et superficielle sans se rapprocher toutefois de la position cadavérique ; tandis que les mouvements inspiratoires isolés sont faibles, il n'en existe pas moins dans le centre inspiratoire un tonus notable qui peut même dépasser la normale. Cette forme respiratoire, qu'on peut d'ailleurs observer fréquemment pendant les journées chaudes chez des chiens tout à fait normaux, peut être due uniquement à l'excitation thermique des nerfs cutanés. C'est probablement le cas chez le chien qui se protège ainsi contre une élévation de la température du sang par cette respiration qui détermine une évaporation plus grande d'eau et une élimination plus considérable de chaleur ; quand une telle élévation de température s'est déjà établie comme c'est le cas chez l'homme fébricitant,

il est probable que l'influence immédiate du sang, à température fébrile, sur le centre respiratoire, contribue également à entretenir ce type respiratoire. On peut reproduire chez les animaux cette tachypnée, tout en évitant l'élévation de la température générale, si on place les carotides sur une petite boite en fer blanc à double paroi par laquelle on fait passer de l'eau fortement chauffée ; la température atteint alors dans le pharynx celle de la fièvre, tandis qu'elle reste la même dans le rectum. Cette tachypnée survient encore quand les nerfs sensitifs de la tête sont séparés de la moelle. On peut donc conclure que le sang, quand il possède une température fébrile, exerce une influence directe sur la forme de manifestation de l'état d'excitation du centre respiratoire.

Le centre respiratoire de la moelle allongée reçoit également des excitations qui lui arrivent d'organes centraux situés plus haut ; en effet, nous pouvons modifier volontairement la respiration de manières multiples, et la forme respiratoire est influencée à un haut degré par les émotions. Le rire constitue une forme respiratoire liée d'une manière tout à fait typique avec un état déterminé de notre état d'esprit. La manifestation respiratoire exprimant un état opposé est le bâillement. La peur, la préoccupation, l'attente, la joie, modifient chez beaucoup de personnes la respiration à un haut degré, quoique d'une manière moins typique. Dans la vie habituelle nous retenons volontairement l'haleine quand nous savons qu'il nous serait nuisible de respirer ; ainsi lorsque nous plongeons dans l'eau ou lorsque nous traversons des lieux occupés par de l'air vicié. Plus longtemps la respiration est retenue volontairement, plus l'effort volontaire doit être grand ; il survient en même temps une sensation très désagréable du domaine de la sensation générale qu'on appelle besoin d'air. Finalement l'excitant respiratoire devient tellement fort que même la volonté la plus énergique ne peut lui résister.

Dans le but d'étudier sur soi-même le mécanisme respiratoire, on peut modifier volontairement la respiration d'une manière multiple ; on peut respirer suivant le type purement abdominal ou purement thoracique, ou suivant le type mixte ; on peut expirer avec une forte contraction du diaphragme quand on évite de fixer la cage thoracique par ses muscles propres ; en tendant fortement les muscles abdominaux on peut bomber fortement le diaphragme dans le thorax, et cependant inspirer en même temps par une tension suffisante des élévateurs de la cage thoracique, et ainsi de suite. On se convaincra, par l'observation de soi-même, que la volonté peut intervenir à chaque phase de l'effort inspiratoire en exerçant une action d'arrêt sur l'évolution naturelle de cet effort, et cela sans que des muscles antagonistes entrent en jeu.

Afin d'étudier l'effet utile que présentent les différents types respiratoires pour la ventilation pulmonaire, on a augmenté volontairement le volume respiratoire de deux manières différentes : dans la première manière, on exécute plus fréquemment dans l'unité de temps des mouvements respiratoires de l'étendue habituelle ; dans la seconde, tout en conservant la fréquence respiratoire habituelle, on exécute des mouvements plus profonds à différents degrés ; on détermine ensuite le pour cent en acide carbonique de l'air expiré et son volume total dans la même unité de temps pour les différents types respiratoires, or on est arrivé ainsi aux résultats indiqués dans le tableau suivant :

Nombre des mouvements respiratoires pendant une minute.		Contenu en acide carbonique dans l'air expiré.	Volume d'air expiré par minute en c. c. (volume respiratoire).	Volume d'acide carbonique expiré, pendant une minute, en centimètres cubes.
I.	12	4,1 %	6000	246
	24	3,3 »	12000	396
	48	2,9 »	24000	696
II.	12	4,5 »	6000	270
	12	4,0 »	12000	480
	12	3,4 »	24000	816

On voit que, pour une augmentation égale du volume respiratoire, la quantité d'acide carbonique éliminée par les poumons augmente davantage, que la ventilation pulmonaire se fait donc mieux, quand chacun des mouvements respiratoires devient plus profond que si la respiration ayant même profondeur est simplement accélérée ; ce résultat est dû à ce qu'une fraction notable de la quantité d'air mis en mouvement par chaque mouvement respiratoire n'arrive pas jusqu'aux alvéoles pulmonaires, et se trouve expulsée par l'expiration sans avoir pour ainsi dire modifié son contenu en acide carbonique et en oxygène ; cette fraction d'air est la même pour tout mouvement respiratoire ; aussi elle constitue une plus grande partie du volume respiratoire total quand la fréquence respiratoire est augmentée que quand chaque mouvement respiratoire devient plus profond.

De fait, dans toutes les circonstances qui peuvent produire le besoin d'air et où ce besoin persiste après une augmentation de la ventilation pulmonaire, il s'établit involontairement une respiration dont la profondeur a augmenté plus que la fréquence. La respiration accélérée et superficielle de la tachypnée thermique correspond aux circonstances dans lesquelles elle se produit, pour

autant qu'il s'agit ici, moins du besoin d'une élimination plus grande d'acide carbonique ou d'une absorption plus grande d'oxygène, que d'une augmentation de l'élimination de chaleur. L'échauffement de l'air inspiré et sa saturation par les vapeurs d'eau s'établissent déjà pour la plus grande part sur le trajet qui aboutit aux alvéoles.

La coordination des divers complexus de mouvements respiratoires qui servent à d'autres fonctions qu'à la respiration elle-même exige des modifications correspondantes de ces mouvements : ainsi lors du langage et du chant le besoin respiratoire ne se satisfait pas de la manière habituelle; les inspirations sont généralement profondes et rares, se succédant à des intervalles différents, au moment où une interruption de la parole ou du chant est utile au sens ou à l'expression; le courant de l'air expiré se met complètement au service du but acoustique. La respiration se modifie d'une manière différente lors de la succion, de la déglutition, du vomissement, de la régurgitation, de la défécation et des douleurs de l'accouchement.

Il est probable que le même substratum anatomique, c'est-à-dire le même complexus des cellules ganglionnaires où se forme l'incitation à l'inspiration habituelle, établit aussi les réflexes ayant trait à l'inspiration, ainsi que les modifications de la respiration par la volonté, et son intervention dans les complexus de mouvement qui servent à d'autres buts.

Nous appelons centre inspiratoire l'appareil que nous supposons posséder cette fonction, et nous admettons, en outre, un centre expiratoire ayant une fonction analogue, avec cette réserve qu'il ne possèderait pas la formation autochthone des excitations. Nous réunissons le centre inspiratoire et le centre expiratoire sous le concept du centre respiratoire de la moelle allongée.

Le centre respiratoire de la moelle allongée est disposé symétriquement des deux côtés, et chacune de ces moitiés commande à la musculature respiratoire du côté correspondant. Si nous fendons longitudinalement le calamus scriptorius au niveau de la ligne médiane, d'ordinaire la respiration reste symétrique; mais la symétrie se perd aussitôt qu'on excite d'un côté le pneumogastrique ou le trijumeau. Le réflexe déterminé ainsi apparaît seulement du côté correspondant, et la symétrie de la respiration, une fois troublée de cette manière, ne se rétablit que lentement ou même jamais. La symétrie des mouvements respiratoires doit donc normalement être assurée par des fibres commissurales qui ont été sectionnées par la séparation médiane du calamus. En ce qui concerne la localisation du centre respiratoire dans la moelle allongée — à propos de quoi on doit prendre en considération la formation réticulée — on avait eu

le tort jusqu'à ces derniers temps de le placer trop superficiellement dans le plancher du quatrième ventricule; se basant sur les expériences célèbres de Flourens, on lui assignait également une étendue trop étroite. Comme les animaux auxquels on enlève, à l'aide d'un emporte-pièce de petit diamètre, la pointe du calamus scriptorius, meurent par arrêt subit de la respiration, on appela ce point nœud vital, et on y plaça le centre respiratoire. Cette opinion doit être abandonnée, puisqu'on peut enlever par une cautérisation lente ce point et son alentour jusqu'à une grande profondeur sans que la respiration s'arrête.

Mais si on veut atteindre ce résultat par cautérisation, il faut éviter toute pression sur le voisinage; même alors surviennent fréquemment des arrêts respiratoires dus, sans doute, à l'excitation des voies inhibitives. Si l'excitation isolée n'est pas trop intense, l'arrêt cesse bientôt, et la respiration se rétablit; on peut alors continuer prudemment à cautériser. Si l'on a progressé de cette manière prudemment et lentement, l'arrêt définitif de la respiration survient seulement quand l'extirpation a pénétré profondément dans la formation réticulée. Cet arrêt définitif de la respiration est dû, sans doute, à la séparation des voies respiratoires descendant vers la moelle épinière; toutefois des cellules nerveuses appartenant à la formation réticulée et qui se trouvent en-dessous de la pointe du calamus scriptorius, se rattachent encore au centre respiratoire de la moelle allongée; car les excitations étroitement circonscrites qu'on y applique, à l'aide de fines aiguilles, vernies jusqu'à leur pointe, provoquent une modification du rythme respiratoire, et non pas le tétanos des muscles inspirateurs comme c'est le cas quand l'excitation porte sur de simples voies appartenant aux cordons latéraux de la moelle cervicale. On obtient, par l'excitation, des effets analogues si on applique ces mêmes électrodes, ces fines aiguilles, en des points de la formation réticulée qui sont placés bien plus haut; le centre respiratoire possède donc une étendue plus grande que celle qu'on lui attribuait d'après Flourens.

Même au-dessus de la moelle allongée, on a découvert dans le mésocéphale des points dont l'excitation peut modifier la respiration d'une manière régulière; un tel point, à effet inspiratoire, se trouve en arrière du plancher du troisième ventricule; un autre point, avec effet expiratoire, est situé dans le voisinage de la partie antérieure de l'aqueduc de Sylvius, et un second point inspiratoire, plus en arrière, entre les deux tubercules quadrijumaux. On reste dans le doute pour la question de savoir s'il est juste d'attribuer à ces points la signification de centres respiratoires, ou s'ils ne sont pas plutôt en rapport avec les influences réflexes que peuvent exercer sur la respiration les nerfs des sens les plus élevés.

L'appareil respiratoire central tel que nous pouvons nous le représenter et que nous l'avons décrit, au moins dans ses grandes lignes, paraît éminemment propre à l'adaptation des mouvements respiratoires à tous les besoins de l'organisme. Chez tout animal sain, et même chez celui qui a subi des altérations graves, pourvu que celles-ci n'aient pas porté sur des parties essentielles de l'appareil respiratoire lui-même, la respiration est toujours appropriée au but, quel que soit le type qu'elle présente. Par conséquent, il peut paraître peu correct de désigner comme dyspnée lá plupart des écarts de la forme respiratoire habituelle, et de les opposer à la première considérée comme eupnée. Rien ne peut être mieux approprié que le fait de la respiration devenant plus profonde chez un homme dont les muscles fournissent une grande quantité de travail, par ex., lors de l'ascension d'une montagne, car l'excès considérable d'acide carbonique formé doit être éliminé, et pourtant la respiration qui survient dans de telles conditions s'appelle encore dyspnée.

La respiration dyspnéique peut être différente d'après son origine et sa forme. Un accroissement de l'excitation du centre inspiratoire, une faim d'air de ses cellules nerveuses, pour ainsi dire, doit survenir quand la formation d'acide carbonique dépasse l'élimination de ce même acide. Ce fait peut se produire par augmentation de la formation de l'acide carbonique, ainsi pendant le travail ou la fièvre, par diminution de l'élimination de l'acide carbonique provenant, soit du cerveau seulement lorsque le sang y stagne par suite d'un trouble local ou général de circulation, soit du corps entier lorsque la surface respiratoire du poumon est diminuée ; il se peut encore que le courant d'air rencontre des obstacles particuliers dans les voies respiratoires ou que l'air inspiré renferme déjà de l'acide carbonique.

Un trouble général de la circulation qui, par suite d'un accident extérieur, peut atteindre subitement tout organisme sain, est établi, entre autres, par une perte sanguine considérable. Si, par suite d'une blessure, la quantité de sang a diminué tellement que chaque contraction du ventricule ne projette plus qu'une fraction de la quantité normale, la tension artérielle, ainsi que la vitesse du courant dans les capillaires, s'abaisse d'une manière permanente; quand le sang traverse les capillaires cérébraux il dépasse déjà la saturation normale en acide carbonique avant de sortir du domaine des cellules ganglionnaires du centre respiratoire; l'aération plus intense du sang dans les poumons peut seule empêcher que le contenu du sang en acide carbonique n'atteigne dans le centre respiratoire un degré dangereux pour la vie des cellules; naturellement des considérations analogues s'appliquent au contenu en oxygène des globules

rouges. En fait, un organisme jusque là normal réagit contre une perte sanguine considérable, d'abord par la dyspnée, ainsi qu'elle survient dans d'autres circonstances où l'on doit s'attendre également à un besoin d'air dans les cellules des centres respiratoires (dyspnée pneumatorétique). Chacun des mouvements respiratoires est plus profond, mais la fréquence est peu ou pas changée; à la fin de l'inspiration, le thorax est plus dilaté que dans les conditions normales. Cette forme de la dyspnée constitue, pour l'animal auquel on fait une saignée très abondante, un signe démontrant avec certitude que la vie n'est pas encore menacée d'un danger immédiat; si on transfuse alors du sang défibriné de la même espèce animale en quantité correspondante à la perte, ou bien une solution physiologique de chlorure sodique ayant la température du corps, la respiration retourne aussitôt à la normale; l'animal peut être sauvé certainement. On ne doit pas se laisser induire en erreur par un arrêt respiratoire passager qui survient au début de l'injection; il ne s'agit, en effet, que d'une apnée absolument innocente. Évidemment on ne sauve la vie d'une manière certaine que si l'on pratique la transfusion avec du sang; car lorsqu'on emploie la solution de chlorure sodique, il peut survenir plus tard, soit le lendemain, une chute des forces; l'utilité d'ailleurs incontestable de l'injection de la solution physiologique ne consiste que dans une amélioration passagère des conditions mécaniques de la circulation.

Si on retarde davantage de faire la transfusion chez l'animal qui a subi une hémorhagie considérable, la dyspnée revêt d'autres formes; on observe fréquemment une période où la respiration présente le type de la tachypnée thermique; la transfusion n'est plus suivie alors d'un succès assuré. Néammoins la position moyenne autour de laquelle se font les brefs et rapides mouvements respiratoires est encore assez éloignée de la position cadavérique; ce tonus du centre inspiratoire indique que ses cellules nerveuses n'ont pas encore subi une altération trop profonde. Celle-ci existe sûrement quand la dyspnée est arrivée à une période ultérieure : les mouvements respiratoires deviennent alors de plus en plus rares; chaque inspiration peut être profonde, même notablement plus profonde qu'à l'état normal, mais le thorax se rapproche de plus en plus de la position cadavérique pendant les longues pauses respiratoires. Cette forme de dyspnée se présente dans tous les cas où il s'agit d'un délabrement lent des forces du centre inspiratoire; on peut donc l'appeler la forme syncopale. Ce qui est tout à fait caractéristique pour l'agonie de l'appareil respiratoire, c'est que, peu avant l'issue fatale, l'activité respiratoire se rallume pour un temps très court.

La tachypnée déterminée par l'élévation de la température a reçu le nom de dyspnée thermique; l'organe respiratoire central intervient dans sa production, mais le mécanisme de son intervention ne peut actuellement être précisé.

La dyspnée pneumatorétique qui se présente lors d'un travail musculaire intense a été considérée longtemps comme base principale de l'opinion d'après laquelle l'intensité de l'activité respiratoire serait déterminée en première ligne par le contenu du sang en acide carbonique. Rien n'influence tant la formation de l'acide carbonique dans l'organisme que l'activité des muscles; on peut se faire une idée de cette influence quand on considère les chiffres ci-dessous, qui indiquent en grammes combien d'acide carbonique a été éliminé pendant une minute par la même personne en expérience dans différents états :

pendant le sommeil	0,38 grammes
dans la position couchée, en éveil	0,57 »
pendant la marche	1,42 »
pendant une marche plus rapide	2,03 »
pendant une ascension	3,83 »

La quantité d'acide carbonique éliminée est donc dix fois plus grande pendant l'ascension forcée que pendant le sommeil; rien de plus naturel que d'admettre qu'une augmentation du contenu du sang en acide carbonique, déterminée par une augmentation de la formation de l'acide carbonique, agisse sur le centre respiratoire en élevant son état d'excitation, en sorte que l'accroissement de l'activité respiratoire aboutisse à éliminer du sang l'excès d'acide carbonique. Mais l'analyse des gaz du sang, faite chez des animaux qui se trouvent dans l'état de dyspnée pneumatorétique par suite d'un grand travail, a fourni ce résultat, que non seulement le contenu du sang en oxygène était normal, ou même plus grand que pendant l'état de repos, mais aussi que le contenu du sang en acide carbonique était si minime qu'il ne peut être invoqué pour expliquer l'augmentation de l'activité respiratoire. Des expériences spéciales ont démontré aussi qu'il s'agit d'une augmentation de l'activité respiratoire se faisant d'après le type de mouvements sympathiques ou associés déterminés par des irradiations qui partent d'autres centres moteurs, et non pas d'une stimulation réflexe de la respiration déterminée par l'excitation des terminaisons périphériques des nerfs centripètes. On a trouvé d'autre part que l'alcalinité du sang était diminuée. On doit donc admettre, ou bien qu'un produit de la décomposition musculaire autre que l'acide carbonique est chargé ici de l'excitation des cellules nerveuses du centre inspiratoire, ou bien que ce produit, aussi longtemps qu'il n'est pas éliminé ou comburé ultérieure-

ment, diminue la capacité d'absorption du sang pour l'acide carbonique. Cette dernière hypothèse nous amènerait à admettre une stagnation de l'acide carbonique dans les tissus qui forment cet acide, par conséquent aussi dans les environs du centre respiratoire, et ainsi l'acide carbonique pourrait être, même dans ce cas, la cause excitante de l'augmentation de l'activité respiratoire. La stagnation de l'acide carbonique ne devrait pas être grande, et même l'accroissement de l'acide carbonique éliminé ne serait pas encore inexpliquable, encore bien qu'il faille reconnaître qu'une diminution de la capacite d'absorption du sang pour l'acide carbonique ne soit pas précisément favorable en ce sens.

CHAPITRE IX.

PHYSIOLOGIE DES GLANDES.

La signification des glandes pour l'organisme est double : dans leur profondeur, de même que dans les muscles, le système nerveux et les appareils sensoriels, les liquides en circulation se mettent en échange réciproque avec des éléments tissulaires fixes ; mais tandis que dans ces derniers organes le courant sanguin est principalement au service de fonctions spéciales, la fonction des glandes vise, complètement ou partiellement, une modification déterminée dans la composition du sang ou de la lymphe qui les traversent.

Une première catégorie de glandes est donc formée par les glandes lymphatiques et sanguines ; parmi les glandes sanguines se trouvent la rate, la moelle osseuse, la glande thyroïde, le thymus, probablement aussi l'hypophyse et la glande pinéale, peut-être les capsules surrénales. Le sang qui pénètre dans ces organes y vient en contact, sur une large surface, avec des cellules fixes, et il en sort après avoir subi dans sa composition une modification appropriée ; comme ici la fonction tout entière semble se réduire à la modification de la composition du sang, on peut les appeler glandes *métakérastiques*.

Même dans les autres glandes il se produit, d'une manière plus ou moins

marquée, une modification de la composition du sang, modification utilement appropriée aux divers organes du corps; mais par une autre voie que la voie sanguine il s'échappe de ces glandes certains liquides dérivés du sang, des produits de sécrétion; on peut opposer cette catégorie de glandes aux glandes purement métakérastiques, et les nommer glandes *sécrétoires*. Il vaut mieux classer les glandes d'après leurs activités positives et opposer les glandes sécrétoires aux glandes simplement métakérastiques, plutôt que de conserver pour ces dernières les expressions, reposant sur un caractère négatif, de glandes sans conduit excréteur, ou de fausses glandes.

Parmi les glandes métakérastiques, nous devons citer en première ligne les glandes lymphatiques intercalées dans le courant lymphatique comme aussi dans le courant chylifère provenant des follicules intestinaux. La fonction des glandes lymphatiques s'accomplit dans les follicules lymphatiques; ceux-ci se présentent, ou bien comme de petites formations sphériques indépendantes, appelées follicules clos, ou bien ils constituent, sous des aspects très variés, les parties essentielles des glandes lymphatiques plus volumineuses qu'on oppose aux premières. Chaque follicule est entouré d'une capsule conjonctive renfermant des artérioles avec des veinules, et contient, dans les mailles d'un tissu conjonctif réticulé, des amas épais de cellules lymphatiques; par ces amas filtre lentement le courant lymphatique; le réticulum contient les capillaires sanguins. Les glandes lymphatiques retiennent certains éléments de la lymphe qui les traverse, en cèdent d'autres à la lymphe qui les quitte. Ainsi sont retenus les éléments figurés, spécialement les intrus venant du dehors, qui restent fixés d'une manière permanente dans les éléments glandulaires, pour autant qu'ils sont insolubles et qu'ils offrent une composition chimique stable; ainsi on trouve dans les cellules des glandes lymphatiques des bronches chez l'homme, des particules de charbon dont le nombre augmente avec l'âge, ou encore du cinabre dans les glandes lymphatiques des extrémités qui ont été tatouées avec cette substance. Les intrus organiques que le courant lymphatique amène de la périphérie, notamment les agents pathogènes organisés, ne sont pas seulement retenus, mais même en grande partie rendus inoffensifs par une décomposition chimique. Les vieilles cellules lymphoïdes migratrices s'accumulent dans les glandes lymphatiques sous-muqueuses, spécialement dans les amygdales, ainsi que dans les glandes closes du tractus intestinal et respiratoire, pénètrent de là par l'épithélium muqueux qui recouvre la glande et arrivent ainsi à la surface où elles se détruisent. Les cellules lymphatiques nouvellement formées s'ajoutent au courant dans les glandes lymphatiques,

La rate possède une capsule de tissu conjonctif fibrillaire dont la face interne fournit de grosses travées conjonctives qui se divisent et se subdivisent pour former des fines trabécules et traverser ainsi tout l'intérieur de l'organe ; cette charpente à grosses mailles renferme un grand nombre de fibres élastiques et de fibres musculaires lisses ; les cavités des mailles sont traversées par un fin réticulum conjonctif, les mailles de ce réticulum étant remplies de cellules lymphatiques entre lesquelles filtre le sang ; le tissu lymphatique avec le sang qu'il contient forme la pulpe splénique. Les artères de la rate, nombreuses et bien développées, sont des ramifications de l'artère liénale ; avant de former la partie lacunaire de leur lit, elles se résolvent d'une manière spéciale en un faisceau sous forme de pinceaux ou pénicilles. Sur la paroi des petites artères, avant leur résolution pénicillaire, on rencontre des nodules gris appelés vésicules de Malpighi ; ce sont des follicules lymphatiques solitaires, intercalés sur le trajet de l'espace lymphatique périvasculaire. On ne rencontre pas dans la pulpe splénique de capillaires sanguins ayant la structure habituelle. On ne peut dire si le sang, pour arriver des artères aux veines, traverse des espaces dépourvus de revêtement endothélial spécial, ni comment il faut concevoir la disposition de cet endothélium, si tant est même qu'il existe ; en tout cas, les éléments du sang semblent être en contact immédiat avec les éléments lymphatiques de la pulpe splénique. De cette dernière le sang est emmené par des veines à structure ordinaire ; toutefois il faut noter que la forte veine splénique prend une part importante dans l'alimentation de la veine porte, et que, par conséquent, on doit présumer qu'il existe des relations intimes entre les fonctions de la rate et celles du foie. L'artère, la veine et les vaisseaux lymphatiques traversent ensemble la capsule splénique à un endroit nommé hile par où pénètrent également de nombreux nerfs, dont l'excitation peut amener une diminution notable du volume de la rate.

Plus que tout autre vaisseau, la veine splénique charrie du sang renfermant un nombre de leucocytes relativement plus considérable. Les globules rouges y sont relativement petits, clairs, résistants aux divers réactifs, ne s'empilent pas. Le sérum a été trouvé fréquemment coloré en rouge par l'hémoglobine. Le sang veineux splénique lui-même, et notamment le suc splénique obtenu par compression de l'organe, renferment de la leucine, de la tyrosine, de l'acide urique, de l'acide phosphoglycérique et d'autres produits de la décomposition des substances albuminoïdes, en outre du pigment ferrugineux et de l'oxyde ferreux libre. Malgré la présence de différents membres de la série des acides gras, la réaction du suc splénique est alcaline.

Les éléments lymphatiques de la pulpe splénique possèdent un volume très variable ; en partie ils sont gonflés et remplis de granulations ; on en rencontre qui semblent représenter quelque stade de formation des globules rouges ; on trouve, d'autre part, des éléments lymphatiques très volumineux dont chacun renferme plusieurs, fréquemment même un grand nombre de globules rouges (en destruction apparente).

Les données fournies par le sang veineux de la rate, par son suc et par sa pulpe semblent indiquer qu'une de ses fonctions principales consiste dans la néoformation et la destruction des éléments sanguins organisés. Mais comme on peut enlever la rate chez les animaux sans inconvénient définitif, il faut en tout cas que d'autres organes servent encore à cette fontion si importante de l'organisme. En dehors de la rate il existe certainement d'autres lieux de formation pour les globules blancs, p. ex. les glandes lymphatiques. On connait un état pathologique qui se caractérise par une augmentation énorme des globules blancs (leucémie) et dans lequel soit la rate seule, soit les glandes lymphatiques seules, soit les deux ensemble sont fortement gonflées et présentent les signes histologiques de nombreuses proliférations. En ce qui concerne la néoformation des hématies, la moelle rouge des os semble jouer un rôle encore plus important que la rate ; sa structure rappelle beaucoup celle de la pulpe splénique, et on a y découvert, spécialement après de fortes pertes sanguines, de nombreux éléments lymphatiques où l'on reconnaît des stades de formation des globules rouges ; en outre, chez les animaux auxquels on a extirpé la rate, on rencontre fréquemment dans le mésentère et l'épiploon de nombreux renflements rouges, petits et grands, possédant une structure analogue à celle de la rate.

La rate est soumise pour son volume à de grandes variations : dans les conditions normales, elle se gonfle pendant la période digestive, par suite d'une augmentation considérable de son contenu en sang. Les nerfs spléniques se comportent comme des vaso-moteurs; leur action toutefois ne s'étend pas seulement aux éléments contractiles des vaisseaux spléniques, mais, probablement aussi, aux fibres musculaires lisses de la charpente conjonctive. Le centre de ces nerfs se trouverait dans la moelle allongée et dans la moelle cervicale jusqu'au niveau de la quatrième vertèbre cervicale. Pour arriver à la périphérie ces nerfs passent par le splanchnique gauche et le ganglion semi-lunaire où ils sont interrompus par des cellules nerveuses; c'est de ce ganglion que nait le plexus splénique. L'excitation électrique de la moelle allongée, et celle des voies phériphériques qui viennent d'être indiquées, fait contracter la rate ; il en est de même lors de l'asphyxie. Comme les glandes lymphatiques

retiennent les particules insolubles du courant lymphatique, de même agit la rate par rapport au sang. Le gonflement de la rate qui survient pendant les maladies infectieuses indique que les produits pathogènes du sang y sont décomposées. Peut-être enfin la rate prépare-t-elle, à l'aide de substances nutritives fraîchement absorbées, des composés primitifs d'où dériveraient les ferments qui constituent les principes actifs des sucs gastrique et pancréatique.

Le *thymus*, appelé encore glande thoracique interne, est constitué d'après le type des glandes lymphatiques; toutefois on a pu y démontrer fréquemment l'existence de cavités qui sont dilatées plus ou moins par un produit analogue à un fluide de sécrétion; les cavités centrales des différents lobules communiquent avec un conduit commun se terminant en cul-de-sac. La fonction du thymus semble s'appliquer surtout à la vie fœtale; toutefois cet organe se développe encore pendant la première et la deuxième année de la vie extra-utérine; puis il s'atrophie plus ou moins; parfois des parties non modifiées se conservent jusque dans l'âge le plus avancé.

Ce qui frappe dans la *glande thyroïde*, c'est la richesse relative en vaisseaux sanguins; aussi l'on a cru reconnaitre sa signification en admettant qu'elle constitue pour les artères cérébrales une voie collatérale qui, en modifiant ses résistances et sa capacité, sert à régulariser le courant sanguin dans le cerveau. Le tissu proprement dit de la glande se compose d'une charpente conjonctive formant des cavités distinctes entre elles et ne communiquant pas non plus avec l'extérieur; chacune de ces cavités est revêtue d'une membrane basale, à aspect vitré, qui porte dans le jeune âge une couche continue et simple de cellules épithéliales remplies de suc et possédant une hauteur moyenne. Le contenu de ces « acini » est formé par un liquide clair, riche en albumine. A mesure que l'âge augmente, on trouve au milieu de pareils acini, et cela en nombre croissant, d'autres acini dont le revêtement épithélial est plus ou moins aplati, même complètement atrophié, et dont le contenu se présente comme une masse colloïde très visqueuse. La fonction de cette glande n'est pas encore déterminée; chose remarquable, son extirpation totale n'est pas sans avoir des suites graves pour l'organisme; mais celles-ci ne sont point dûes uniquement, sans doute, aux lésions inévitables des nerfs et des vaisseaux importants qui se trouvent en grand nombre autour de la glande.

L'*hypophyse*, la *glande pinéale* et les *capsules surrénales* possèdent en partie une structure glandulaire; mais dans d'autres parties, ainsi dans la partie postérieure de l'hypophyse et la partie médullaire des capsules surrénales, elles trahissent des rapports étroits avec le système nerveux; la moelle des

capsules surrénales se distingue par sa richesse en cellules nerveuses multipolaires munies de fibres nerveuses correspondantes. On a observé des dégénérescences de la glande thyroïde, de l'hypophyse ou des capsules surrénales dans des états pathologiques qui se caractérisent par des troubles nutritifs ou par des anomalies de développement dans des tissus abondamment représentés dans l'organisme.

Aux glandes purement métakérastiques on peut opposer les glandes purement sécrétoires ; dans celles-ci, comme dans tous les organes qui fonctionnent, il survient évidemment aussi une modification de la composition du sang, mais ici la métacrasie du sang ne constitue pas pour l'organisme le point essentiel ; celui-ci se retrouve dans les propriétés actives du produit sécrété. Comme représentants de cette catégorie nous trouvons les glandes salivaires, les glandes du tube respiratoire, du pharynx et de l'œsophage, les glandes qui produisent les sucs gastrique et intestinal, les glandes lacrymales, mammaires, sébacées et sexuelles. Entre les glandes purement métakérastiques et les glandes purement sécrétoires prend place une troisième catégorie de glandes ayant une fonction mixte, et là nous trouvons le foie, les reins, le pancréas et les glandes sudoripares. Les glandes sécrétoires ont ceci de commun, que les cellules glandulaires proprement dites forment des cavités revêtues d'une couche épithéliale et qui communiquent plus ou moins directement avec la surface du corps ; ces cellules glandulaires sont orientées régulièrement par une face vers le courant du liquide tissulaire et par une autre face vers la cavité glandulaire ; leur fonction sécrétoire consiste en ce qu'elles déversent dans la cavité glandulaire, soit les produits de leur propre échange nutritif, soit des descendances organisées formées par leur propre division, soit des éléments qu'elles ont retirés du liquide tissulaire.

La forme de la cavité glandulaire, qu'elle soit acineuse ou tubuleuse, semble être de minime importance pour la fonction essentielle ; cette distinction morphologique repose sur la différence suivante (intéressante seulement au point de vue anatomique), à savoir si chacune des cavités communique avec la surface cutanée ou muqueuse par un conduit excréteur particulier, ou bien si plusieurs ou même un grand nombre de cavités glandulaires forment les extrémités d'un conduit excréteur commun et ramifié.

Dans les glandes à fonction mixte, telles que le foie, certains produits provenant des échanges nutritifs des cellules sont sécrétés dans la cavité glandulaire (la bile dans les canalicules biliaires) : d'autres produits (sucre, urée, etc.) sont cédés au sang ; la fonction doit être appelée mixte, parce que la sécrétion qui vient

en première ligne se fait surtout, comme c'est le cas pour le rein, au service de la métacrasie du sang, métacrasie qui ne consiste pas ici à ajouter au sang des substances nouvelles, mais exclusivement à lui enlever des éléments superflus ou nuisibles.

On établissait jadis une distinction entre la sécrétion et l'excrétion, entre les glandes sécrétoires et excrétoires ; on appelait produit de sécrétion le produit glandulaire qui renferme des éléments non préformés dans le sang, ou bien qui développe encore, après son élimination, certaines fonctions pour l'organisme, l'individu ou l'espèce. Comme ces deux critériums ne concordent pas toujours, il paraît utile d'abandonner cette différence d'expression.

La *glande sous-maxillaire*, dont les conditions et les manifestations d'activité ont été bien étudiées chez le chien, peut servir utilement comme prototype des glandes purement sécrétoires. Si l'on met à nu le conduit excréteur de cette glande, le canal de Wharton, le long de la branche horizontale de la mâchoire inférieure, et si l'on introduit dans le bout central une canule appropriée, on observe que les gouttes d'un liquide clair et filamenteux s'écoulent à de longs intervalles. On a ici devant soi une des sources par lesquelles la salive buccale s'entretient. L'écoulement augmente notablement lorsqu'on excite la muqueuse buccale ; or, un des excitants les plus actifs à cet égard c'est l'acide acétique dilué ; il nous fournit le moyen le plus simple de démontrer expérimentalement chez l'animal ce fait, que l'activité glandulaire se trouve sous l'influence nerveuse ; car l'augmentation de l'écoulement salivaire, déterminée par l'excitation de la muqueuse buccale, ne peut reposer que sur un processus réflexe. Du reste on se convainc facilement, par l'observation de soi-même, que le système nerveux central exerce une action sur la sécrétion salivaire ; chez beaucoup de personnes la représentation de substances sapides, notamment de substances acides, rendue volontairement intense, suffit à faire affluer la salive dans la bouche ; cela arrive toujours quand on exécute, la bouche vide, des mouvements avec la langue, les joues et les mâchoires, mouvements qui servent utilement à manier une bouchée ; par cette dernière méthode on peut obtenir de grandes quantités de salive pure dans le but d'une étude ; il s'agit ici d'une augmentation de la production salivaire, et non pas d'une simple expression qui chasserait la salive déjà formée des cavités glandulaires et des canaux excréteurs ; en effet, le poids de la salive ainsi obtenue peut dépasser le poids de toutes les glandes salivaires réunies. Il se produit ici une influence mixte de la représentation et du réflexe sur l'activité glandulaire, celle-ci étant peut-être augmentée en outre d'après le type des mouvements

associés. Comme il existe des centres coordinateurs qui garantissent le concours approprié de différents muscles par un rapport convenable des stimulations pour la durée et l'intensité, de même on peut s'imaginer qu'il existe une coordination analogue pour certains muscles et glandes.

L'augmentation réflexe de l'écoulement salivaire ne se présente plus chez le chien quand le nerf lingual est sectionné à un niveau où il a déjà reçu la corde du tympan provenant du nerf facial. Ce dernier nerf renferme donc des fibres centrifuges qui stimulent la sécrétion salivaire ; en fait, on obtient une augmentation considérable de l'écoulement salivaire chaque fois qu'on tétanise par l'électricité soit la corde du tympan, avant son entrée dans le nerf lingual, soit le nerf lingual lui-même entre le point d'entrée de la corde et le point de sortie du nerf qui se rend à la glande sous-maxillaire, soit ce dernier nerf lui-même. Si on a relié la canule introduite dans le canal de Wharton avec un piézomètre en verre, on observe, lors de chaque tétanisation du nerf, que le niveau de la colonne de salive monte dans le piézomètre d'une fraction notable ; la glande obéit à son nerf, en produisant la sécrétion salivaire, à peu près comme le muscle répond à son nerf par le tétanos ; seulement la période latente et la durée pendant laquelle l'action de l'excitant se prolonge sont beaucoup plus grandes pour la glande : tandis que pour le muscle ces durées ne peuvent être rendues sensibles que par des moyens techniques spéciaux, on les constate directement pour la glande ; le dernier terme peut même s'élever à plusieurs secondes.

Si on accorde à la glande un peu de repos entre chacune des excitations nerveuses, et si chacune de ces dernières n'est ni trop forte ni trop prolongée, chaque nouvelle excitation élève la colonne de salive à une hauteur toujours un peu plus grande ; on peut de cette manière continuer l'expérience jusqu'à ce que la pression de la colonne de salive ait atteint une certaine hauteur qu'on peut nommer pression maximale de la sécrétion de la glande salivaire, c'est une chose très remarquable, que cette pression se montre généralement plus forte que la pression sanguine maximale mesurée pendant ce même temps dans la carotide du même animal.

Si l'on vide le piézomètre quand la pression maximale de la sécrétion est atteinte, on peut le remplir à nouveau par des excitations répétées ; or, les quantités de salive qu'on peut obtenir de cette manière dépassent beaucoup en masse la masse des glandes elles-mêmes ; par conséquent il s'agit ici, bien certainement, d'une augmentation de la sécrétion.

La corde du tympan n'est pas le seul nerf à renfermer des fibres nerveuses

dont l'excitation stimule l'activité sécrétoire des glandes sous-maxillaires; le même résultat survient encore par l'excitation du cordon cervical du sympathique; les fibres nerveuses qui transmettent cette excitation quittent le cordon cervical au dessus de son ganglion supérieur, forment un grand nombre de petites branches qui accompagnent les vaisseaux, et arrivent ainsi au hile de la glande. Avec la glande fraiche le produit sécrété lors de l'excitation de la corde — nommé encore tout simplement salive de la corde ou du trijumeau — se distingue de la salive provenant de l'excitation du sympathique; cette dernière est beaucoup moins abondante, plus concentrée et trouble; si on fatigue la glande par l'excitation nerveuse fréquemment répétée, cette différence disparaît de plus en plus. La salive de la corde, fournie par la glande fraiche, renferme environ 2 % de substances fixes, la salive du sympathique environ 6 %. Cette dernière est redevable de sa plus grande viscosité à un contenu plus élevé en mucine; le trouble provient de ce que des éléments organiques y sont ajoutés; ces éléments sont constitués par des restes de cellules plus ou moins modifiées, avec et sans noyaux, et aussi par des précipités de sels calciques. Si la glande a été d'abord fatiguée par l'excitation de la corde, la salive du sympathique devient claire et beaucoup moins riche en substances fixes. Le résidu fixe de la salive de la corde, ainsi que sa quantité, diminuent également quoiqu'à un moindre degré, si l'on a fatigué la glande par l'excitation du sympathique.

L'excitation de la corde et du sympathique produisent des effets opposés sur les conditions circulatoires de la glande. La corde étant excitée, la glande rougit, le sang qui s'écoule par les veines devient rouge clair, presque comme artériel, et si on sectionne une telle veine, le sang jaillit en forme pulsatile; si on mesure la pression dans une veine glandulaire pendant l'excitation de la corde, on obtient une valeur relativement très élevée qui peut dépasser 35 millimètres de mercure. Tous ces phénomènes indiquent une forte dilatation des vaisseaux sanguins; la corde du tympan renferme donc des nerfs vaso-dilatateurs pour la glande sous-maxillaire. Les fibres nerveuses qui agissent sur les vaisseaux en sens antagoniste sont amenées à la glande par le sympathique; la glande devient pâle lors de l'excitation de ce dernier, le sang veineux est foncé et coule lentement. Ces modifications intenses de la circulation marchent de pair avec les modifications de la sécrétion lors des excitations nerveuses; aussi l'on doit admettre des rapports entre ces deux ordres de phénomènes; mais il ne faut pas nous représenter ces rapports comme étant fort simples. Si l'on pouvait regarder la salive comme un transsudat du sang, l'augmenta-

tion de la sécrétion salivaire que détermine l'excitation de la corde, pourrait paraître expliquée par l'augmentation considérable de la pression dans les capillaires, cette dernière devant être pour le moins aussi grande que l'augmentation de pression mesurée dans les veines. Mais la salive se distingue déjà d'un simple transsudat rien que par sa composition chimique. La mucine qui confère à la salive la propriété de s'étirer en filaments n'est pas contenue dans le sang; c'est donc un produit des cellules glandulaires; qu'elle ne se mêle pas simplement à un courant de transsudation qui traverserait le revêtement cellulaire, cela ressort du fait qu'un tel courant de transsudation devrait s'arrêter dès que la pression dans les conduits excréteurs aurait atteint le niveau de la pression dans les capillaires; or nous avons vu que la pression qui peut être atteinte par la sécrétion peut dépasser, notablement même, la pression maximale de la carotide. Par conséquent la fonction des cellules glandulaires ne peut consister, non seulement dans une transformation chimique des substances fournies par le sang, mais ces cellules doivent encore produire du travail dans le sens mécanique du mot, puisqu'elles sont à même de transborder du liquide d'un niveau à pression inférieure à un niveau de pression supérieure. Dans les muscles nous avons reconnu, comme phénomène qui accompagne la production de travail mécanique, la production de chaleur et d'acide carbonique; à ce point de vue encore l'activité glandulaire présente quelque chose d'analogue. La température de la glande sous-maxillaire dont la corde est excitée énergiquement peut dépasser de un degré la température du sang affluant, en même temps que le contenu de la salive en acide carbonique dépasse celui du sang.

Il faut que des processus chimiques interviennent dans les cellules glandulaires pour former les substances salivaires et pour éliminer la salive; comme ces processus s'accompagnent d'une production de travail, il est absolument légitime de parler d'une intervention active des cellules glandulaires. Cette activité peut dépendre surtout de la composition du liquide tissulaire qui imbibe les glandes. A cet égard, la lymphe se présente d'abord; car avec elle seule les cellules glandulaires peuvent entretenir un échange nutritif direct, puisque le courant sanguin des vaisseaux ne se trouve nulle part en contact immédiat avec les cellules glandulaires. Mais nous savons que l'excitation des nerfs vaso-dilatateurs augmente l'intensité du courant lymphatique, soit en augmentant la chute de pression entre le sang des capillaires et la lymphe, soit en modifiant la paroi capillaire, soit en stimulant l'activité propre des cellules endothéliales. La lymphe qui coule rapidement doit avoir une composition

notablement différente de la lymphe qui stagne, puisque dans le premier cas le liquide qui entre en échange nutritif avec les éléments tissulaires est remplacé déjà par du liquide frais avant que sa modification puisse avoir atteint un degré élevé. La lymphe qui coule rapidement pourra donc provoquer et entretenir également dans les cellules glandulaires des processus chimiques autres que la lymphe stagnante. Les expériences décrites jusqu'ici ne nous forcent donc pas à admettre des fibres nerveuses spéciales qui stimuleraient directement l'activité des cellules glandulaires comme les nerfs moteurs pour les fibres musculaires, c'est-à-dire, par une transmission continue de l'excitation et par une communication directe de l'état d'excitation. Toutefois, d'après les données récentes de l'histologie, on serait autorisé à admettre l'existence de telles fibres nerveuses.

Les faits déjà signalés, à savoir que la salive contient des substances ne préexistant pas dans le sang, que la pression salivaire peut dépasser la pression sanguine, que l'activité glandulaire s'accompagne d'une production de chaleur et d'acide carbonique, comme aussi les phénomènes histologiques connexes avec la sécrétion et dont nous parlerons plus loin, constituaient déjà autant de preuves que la sécrétion repose sur une activité spéciale des cellules glandulaires et qu'elle n'est pas l'expression d'un simple processus de filtration à travers les parois des capillaires sanguins dans les espaces lymphatiques, puis de ceux-ci, par la couche glandulaire, dans la cavité glandulaire. Mais ces faits ne démontraient pas encore où se trouve le point d'action immédiat des nerfs qui régissent la sécrétion ; en effet, ce point d'application pouvait se trouver, ou bien dans les éléments de la paroi vasculaire sanguine, ou bien dans les cellules glandulaires, ou bien dans les tissus interstitiels. Pour faire admettre que le point d'application se trouve dans les cellules glandulaires on peut alléguer les raisons physiologiques suivantes : la sécrétion salivaire s'arrête chez un animal empoisonné par l'atropine ; excite-t-on la corde, les modifications circulatoires surviennent dans la glande comme chez un animal non intoxiqué, mais l'excitation nerveuse n'est plus à même de provoquer la sécrétion, même si on élève la pression sanguine à son maximum par l'excitation de la moelle allongée. L'interprétation prochaine de ce phénomène c'est que les terminaisons des nerfs glandulaires spécifiques seraient paralysées par l'atropine. Jadis on a pu objecter la possibilité, que l'atropine aurait modifié les cellules glandulaires elles-mêmes, de telle sorte qu'elles ne pourraient plus réagir d'une manière normale contre une modification du courant lymphatique. On a nié, mais en se basant sur des matériaux d'expérience insuffisante, qu'une augmentation du

courant lymphatique existât dans les conditions précitées. L'excitation du sympathique provoquerait encore, comme auparavant, sa sécrétion spéciale pendant l'empoisonnement par l'atropine.

Une autre considération physiologique d'où l'on a conclu à l'existence de nerfs glandulaires spécifiques est la suivante : si dans le canal de Warton on injecte de la salive diluée et additionnée d'une solution de quinine, il survient dans la glande une accélération du courant sanguin qui persiste pendant plusieurs minutes et qui est telle, que le sang jaillit de la veine glandulaire en jet élevé à chaque pulsation cardiaque, mais il ne survient pas de sécrétion; au contraire, il suffit d'exciter la corde pour provoquer aussitôt une sécrétion abondante. Il faut donc, ou bien qu'une augmentation locale de la pression sanguine et de la vitesse du courant capillaire puisse s'établir (sous l'influence de la quinine) sans qu'il existe simultanément une accélération du courant lymphatique (cette dernière pouvant être provoquée par l'excitation de la corde), ou bien, si cette interprétation doit être rejetée, il faut admettre l'existence de nerfs glandulaires spécifiques. Pour démontrer ces derniers on a encore fait valoir qu'en l'absence du courant sanguin, immédiatement après la mort de l'animal, ou bien en fermant passagèrement les quatre artères cervicales (chez le lapin) on peut obtenir par l'excitation de la corde une certaine sécrétion salivaire. Toutefois les quantités de salive obtenues alors paraissent avoir été tellement faibles qu'on ne peut s'empêcher de douter qu'il ne s'agisse seulement de l'expression d'un produit de sécrétion déjà formé.

C'est ici le lieu d'enregistrer encore les données suivantes. Quand une intoxication par la nicotine est à son maximum, la sécrétion salivaire s'arrête, et l'excitation de la corde n'aboutit plus à provoquer, ni cette sécrétion, ni l'accélération circulatoire. Mais dès que l'intoxication par la nicotine diminue, l'excitation de la corde déterminerait déjà la sécrétion salivaire avant de provoquer dans la glande l'accélération circulatoire. En outre, quelques jours après la section de la corde dans la cavité tympanique, ce qui provoque finalement une dégénérescence des nerfs centrifuges, l'excitation de la corde déterminerait encore un flux salivaire sans établir en même temps l'accélération du courant sanguin.

Les papillae foliatae de la base de la langue du lapin se prêtent très bien à l'étude de la sécrétion et de la circulation; la simple inspection permet de juger des variations présentées par ces facteurs. L'excitation du glosso-pharyngien détermine en même temps l'élimination du produit sécrété qui vient perler à la surface et la coloration rouge vive de la muqueuse papillaire. Cette

excitation pratiquée après atropinisation préalable influe de la même manière la coloration mais non la sécrétion. Si on lie une des carotides, les papilles foliacées du même côté deviennent d'une coloration bleu rouge ; la circulation y est donc entravée et malgré cela l'excitation du glossopharyngien, chez le lapin non atropinisé, provoque la sécrétion.

On a dû observer jusque dans ces derniers temps, vis-à-vis de l'intervention active des nerfs glandulaires, tant de réserve parce que leur démonstration anatomique n'était pas faite. Un grand nombre de particularités, parmi les phénomènes de la sécrétion, s'expliquent naturellement par l'influence nerveuse directe sur les cellules glandulaires. Les plus importantes de ces particularités sont les suivantes.

Compare-t-on les salives obtenues par une excitation faible ou forte de la corde, on constate qu'elles ne se distinguent pas exclusivement par la quantité du produit fourni dans l'unité de temps; non seulement la glande encore fraîche fournit, sous une excitation forte, plus de salive que sous une excitation faible, mais cette salive possède un contenu plus élevé en substances organiques (spécialement mucine pour la glande sous-maxillaire) et en sels. Si la glande est déjà fatiguée, le renforcement de l'excitation augmente encore, il est vrai, le contenu salin et la vitesse de la sécrétion, mais il ne détermine plus une augmentation du contenu en éléments organiques qui diminuent plutôt. Intercale-t-on entre deux excitations faibles une excitation très forte ; alors la vitesse de la sécrétion revient complètement ou à peu près à sa valeur primitive pendant la seconde excitation faible, tandis que le contenu en substances organiques, quoique diminué, a conservé une valeur notablement plus grande qu'avant l'excitation forte.

De ces faits découle d'abord la notion importante, que les processus glandulaires par lesquels sont formées ou sont rendues solubles les substances organiques spécifiques de la sécrétion ne coïncident pas généralement dans le temps et ne sont pas, en général, quantitativement proportionnels avec les processus auxquels est due la sécrétion de l'eau et des sels ; les premiers ont été rangés dans la catégorie des processus trophiques, et on les a opposés aux derniers, processus sécrétoires proprement dits. On a encore poussé plus loin ces distinctions, et l'on a admis, pour la stimulation de chacun de ces processus, des espèces particulières de fibres nerveuses : des nerfs glandulaires trophiques particuliers et des nerfs sécrétoires particuliers.

On se renseigne le mieux sur les processus trophiques de la glande en comparant des préparations histologiques faites à l'aide de glandes en repos et de

glandes excitées. En ce qui concerne le stroma des glandes salivaires il y a lieu de faire la remarque, physiologiquement importante, qu'on a démontré dans ce stroma la présence de cellules nerveuses en grand nombre, puis que les capillaires sanguins enlacent par un réseau relativement serré chacun des acini, et enfin qu'entre ces réseaux vasculaires et la membrane limitante des acini il existe des espaces lymphatiques. Ces derniers deviennent extraordinairement larges quand on excite la glande pendant que le canal excréteur est fermé, ou bien lorsque ce canal a continué à être relié avec un piézomètre déjà rempli à la suite de l'excitation : dans les deux cas survient l'œdème de la glande. On ne peut plus provoquer cet œdème si la sécrétion a été supprimée par l'empoisonnement atropinique et si la pression sanguine dans les capillaires a été élevée par l'excitation de la corde. La membrane limitante de chacun des acini est décrite comme formant une membrane basale continue dans la substance de laquelle sont hébergées des cellules aplaties s'anastomosant entre elles et contenant un noyau (cellules en corbeille). Dans les acini de la glande sous-maxillaire et des autres glandes construites d'après le même type, dont nous ferons l'énumération plus loin, on rencontre deux variétés de cellules épithéliales proprement dites : les unes forment par une de leurs faces la délimitation immédiate de toute la cavité acineuse, et après isolément (par exemple dans le sérum iodé) elles se présentent comme des formations irrégulières en poire, en massue, ou en forme d'entonnoir ; elles possèdent une membrane et un prolongement fortement réfringent qui se colore par le carmin ; à la limite entre ce prolongement et la partie restante du corps cellulaire se trouve le noyau entouré d'un peu de protoplasme, qui s'étend de là, sous forme d'un fin réseau fibrillaire à travers toute la cellule. Les mailles de ce fin réseau, excepté dans le prolongement colorable par le carmin, sont remplies d'une masse claire où sont dispersées des granulations grisâtres. La masse claire, qui forme la partie à beaucoup près la plus grande de la cellule et qui ne renferme qu'une petite quantité d'albumine, présente la plupart des réactions caractéristiques de la mucine. Ces cellules (les cellules muqueuses) sont disposées à l'intérieur de l'acinus, de telle manière que les prolongements s'accollent suivant leur longueur à la membrane propre ; si les prolongements des cellules voisines viennent à se toucher, il se forme dans les préparations au carmin, immédiatement en-dedans de la membrane propre, des bandes larges qui frappent l'œil et qui peuvent être confondues lors d'un examen superficiel avec les complexus de l'autre espèce de cellules épithéliales. Ces dernières cellules s'appliquent largement sur la membrane basale et sont

appelées cellules périphériques; elles forment chez le chien des groupes ayant approximativement la configuration d'une demi-lune (lunulée, lunule de Gianuzzi) et qui sont situés entre la membrane propre et les cellules de la première catégorie occupant plus la partie centrale de l'acinus. Ces complexus de cellules périphériques sont tellement développés chez le chat qu'il n'est pas rare de les voir embrasser la plus grande partie de l'acinus. Ces cellules périphériques sont très riches en albumine et se colorent fortement avec le carmin ou d'autres matières colorantes. Chaque demi-lune renferme généralement plusieurs noyaux, et il est difficile de dire si elle se compose d'autant de cellules ou bien s'il s'agit de cellules qui sont en train de se diviser; cette dernière hypothèse est la plus probable.

A la suite d'une excitation prolongée, ces deux espèces de cellules subissent des modifications considérables; la masse claire des cellules muqueuses, ne se colorant pas par l'hématoxyline dans la glande en repos et se distinguant ainsi de la mucine, absorbe alors cette matière colorante; on dit que le mucigène s'est transformé en mucine. La coloration par l'hématoxyline permet déjà, à elle seule, de distinguer la glande active de la glande en repos : la substance claire des cellules muqueuses, qui se colore maintenant par l'hématoxyline, a diminué en quantité. Les noyaux des cellules muqueuses, qui étaient antérieurement aplatis et voisins de la membrane basale, sont devenus arrondis et se sont rapprochés de la lumière de l'acinus; leur protoplasme cellulaire est augmenté, ce qui donne à toute la cellule un aspect plus trouble; enfin elles sont devenues plus petites par suite de l'excrétion de la mucine. Les complexus des cellules périphériques ont gagné en volume et le nombre de leur noyau est devenu plus grand. Quand l'activité cellulaire intense se prolonge, les cellules muqueuses sont détruites et remplacées par des cellules périphériques. Si la destruction des cellules muqueuses a été abondante par suite d'une excitation très prolongée, les acini des glandes sont formés en grande partie de petites cellules nouvellement constituées et riches en albumine, le contraste entre les cellules périphériques et les cellules centrales a disparu; aussi les lunules sont devenues invisibles dans la plus grande partie des acini.

Ces observations jettent une certaine lumière sur les processus trophiques qui accompagnent le repos et l'activité des cellules glandulaires, et elles imposent les conclusions suivantes : pendant le repos il se forme, dans les cellules glandulaires différenciées pour l'activité secrétoire, un produit de sécrétion préliminaire que l'on doit considérer comme un produit de l'échange

nutritif du protoplasme cellulaire. La substance sécrétoire spécifique elle-même s'engendre de ce produit préliminaire seulement au moment de la sécrétion et elle est enlevée alors au fur et à mesure de sa formation par le courant d'eau qui, entretenu par un processus spécial du protoplasme cellulaire, entraîne en même temps les sels. La quantité de la substance sécrétoire spécifique qui est enlevée dépend, non seulement de l'intensité du courant aqueux, mais encore plus de la vitesse de sa formation. Pendant l'activité glandulaire, la nutrition et la croissance de toutes les cellules glandulaires, qu'elles soient hautement ou très peu différenciées, augmentent. Dans les cellules hautement différenciées le protoplasme forme le produit préliminaire de la substance sécrétoire spécifique ; toutefois lorsque l'activité est très intense, cette néoformation ne se fait pas au même degré que la transformation ultérieure et que l'excrétion ; la cellule elle-même se détruit alors ; les cellules glandulaires peu différenciées se multiplient par division et leurs descendants se différencient en cellules sécrétoires.

On ne peut s'attendre à ce que, dans les conditions normales, les processus trophiques des cellules glandulaires de la glande sous-maxillaire évoluent dans un ordre aussi serré qu'on peut l'établir par une excitation artificielle excessive ; ce dernier effet ne se présente pas non plus au même degré dans d'autres glandes ; néanmoins les rapports, tels que nous avons appris à les connaître dans la glande sous-maxillaire, peuvent être considérés comme typiques pour un grand nombre, même pour la plupart des glandes sécrétoires. Celles qui se comportent de la manière la plus analogue à la glande sous-maxillaire sont les autres glandes muqueuses, la glande sublinguale (et orbitaire chez le chien), les glandes du pharynx, du larynx, de la trachée et de l'œsophage.

Les glandes *albumineuses* ont de l'analogie avec les glandes muqueuses en ce qui concerne le processus de la sécrétion ; mais elles s'en distinguent par certaines substances essentielles de leur produit et par les caractères de leurs cellules sécrétoires. Le prototype des glandes albumineuses est fourni par la glande parotide de l'homme. Dans la glande sous-maxillaire de l'homme et de quelques autres mammifères une partie des acini appartient aux glandes muqueuses, une autre aux glandes albumineuses. Les glandes des cavités buccale et nasale de l'homme sont partagées également entre ces deux formes. Parmi les glandes purement albumineuses se trouvent la glande parotide de tous les mammifères et la sous-maxillaire des lapins. Le produit sécrété par les glandes albumineuses, notamment par la parotide, renferme dans certaines circonstances une telle quantité d'albumine qu'il se coagule en

une masse complètement solide à la suite de la précipitation des albumines par la chaleur.

Les observations les plus exactes sur les conditions et les processus de la sécrétion des glandes albumineuses ont été instituées sur la parotide du lapin et du chien. Cette glande reçoit également des fibres nerveuses du sympathique et d'un nerf cérébral ; les dernières sont amenées à la glande par le nerf auriculo-temporal, proviennent du nerf glosso-pharyngien et prennent leur trajet par le nerf de Jacobson, le nerf petit pétreux superficiel et le ganglion otique. La différence dans le mode d'action des fibres cérébrales et sympathiques se présente ici avec plus de netteté encore ; à la suite de l'excitation des fibres sympathiques la quantité du produit sécrété est encore moindre, mais l'influence sur l'aspect histologique de la glande est plus marquée. Quand, à la suite d'une excitation continue du sympathique, la parotide n'a fourni que peu ou pas de produits sécrétés, des modifications histologiques se présentent néanmoins très nettement, plus nettement qu'après une sécrétion abondante à la suite d'une excitation continue des fibres cérébrales. Les acini de la parotide en repos ne présentent qu'une espèce de cellules épithéliales, celles qui correspondent aux cellules muqueuses de la glande sous-maxillaire ; la différence principale consiste en ce que leur substance claire n'est pas du mucigène mais de l'albumine. Cette substance claire diminue par l'excitation du sympathique, la substance granulée, ou plutôt réticulée, qui se colore par le carmin (le protoplasme) augmente ; les noyaux qui sont anguleux (dans les préparations à l'alcool-carmin) de la glande en repos, sont arrondis dans la préparation identique de la glande excitée. Les cellules ont diminué de volume ; toutefois elles paraissent ne pas se détruire lors de l'activité.

Le produit sécrété par la glande parotide se déverse par le canal de Sténon au milieu de la muqueuse des joues, celui de la glande sous-maxillaire par le canal de Wharton et celui de la glande sublinguale par le canal de Bartholin, sur les côtés du frein de la langue ; à cela s'ajoute le produit sécrété par les glandes de la muqueuse linguale et buccale pour former ce qu'on appelle la salive buccale, dont la composition et la signification seront exposées à propos de la digestion.

Les *glandes lacrymales* se rapprochent le plus, par leur structure et par les conditions de leur sécrétion, des glandes albumineuses. Leur produit, les larmes, ne contient environ que 0,8 à 0,9 pour cent de substances fixes dissoutes dans l'eau ; environ 0,5 pour cent sont constitués par des sels, principalement par le chlorure de sodium, et par de petites quantités des

phosphates alcalins ou alcalino-terreux; le reste est de nature albumineuse, parfois muqueuse; au liquide lacrymal s'ajoutent encore des traces de graisse secrétée par les glandes de Meibomius qui sont situées sur la face interne du cartilage palpébral et qui appartiennent au type des glandes sébacées de la peau. Les canaux excréteurs des glandes lacrymales s'abouchent dans le pli conjonctival de la paupière supérieure et déversent leur produit dans le sac conjonctival où il sert à entretenir l'humidité de la partie libre du globe oculaire. L'activité sécrétoire des glandes lacrymales est d'ordinaire restreinte; le même liquide lacrymal peut séjourner longtemps dans le sac conjonctival; lors de chaque clignement, il est refoulé entre les bords palpébraux engraissés par le produit des glandes de Meibomius et s'échappe, sous la pression considérable de la tension des surfaces, vers le sac lacrymal qui s'ouvre au même instant; à chaque ouverture des paupières, il est réaspiré et refoulé aussi par l'affaissement du sac lacrymal. Quand les paupières sont ouvertes une partie notable de l'eau s'évapore; elle est remplacée par une exhalation à travers l'epithélium conjonctival.

Si la sécrétion des glandes lacrymales dépasse notablement la quantité habituelle qui est très faible, le liquide, ne trouvant plus place dans le sac conjonctival et entre les bords des paupières, se transporte d'abord, sous l'influence de la pression hydrostatique et de la tension des surfaces, vers les points lacrymaux, et de là, par les canaux lacrymaux, dans le sac lacrymal, puis par le canal naso-lacrymal sur la muqueuse nasale en-dessous du cornet moyen. Si à la suite d'un afflux considérable de liquide lacrymal dans le sac conjonctival, les résistances par la voie indiquée ci-dessus deviennent plus puissantes que la tension des surfaces entre les bords des paupières, alors des gouttes de larmes s'écoulent par dessus les joues.

La dépendance de la sécrétion lacrymale vis-à-vis des sentiments est connue vulgairement; elle marque directement l'influence exercée par le système nerveux sur la sécrétion des glandes lacrymales. Le flux est provoqué, d'une manière réflexe, par l'excitation des muqueuses conjonctivale et nasale, ainsi que par la pénétration d'une lumière très vive dans l'œil. Les fibres nerveuses lacrymales centrifuges sont renfermées principalement dans le nerf lacrymal du trijumeau, puis dans le nerf sous-cutané malaire; le sympathique exercerait aussi une influence sur la sécrétion.

La glande salivaire abdominale ou le *pancréas* se rapproche le plus des glandes albumineuses salivaires; au point de vue physiologique c'est une différence accessoire que ses espaces sécréteurs n'aient pas la forme d'acini

mais celle de tubes et de massues; on peut en dire autant à propos de sa structure morphologique peu consistante et de la manière particulière suivant laquelle ses conduits glandulaires aboutissent au canal excréteur. La section par le tube glandulaire, faite dans des pièces traitées à l'alcool carmin, présente quelque analogie avec la section des acini de glandes albumineuses. Sur les préparations à l'alcool carmin provenant d'un animal à jeun, on distingue d'abord la membrane basale, puis une zone peu élevée, fortement colorée par le carmin, qui renferme les noyaux pour la plupart anguleux, et ensuite une zone claire plus élevée, légèrement granuleuse, incolore, qui délimite la lumière centrale. A l'état tout à fait frais la zone voisine de la membrane basale est au contraire claire et en apparence homogène, tandis que la zone plus intérieure est foncée, granuleuse. L'homogénéité de la première zone n'est qu'apparente; car quelquefois déjà à l'état tout à fait frais, généralement mieux encore après la fixation par l'acide osmique dilué, on peut y distinguer de fines stries longitudinales correspondant à des formations filbrillaires qu'on isole par la macération.

On ne peut pour le pancréas, comme pour la glande sous-maxillaire, régir l'état d'activité à l'aide de sections ou d'excitations de nerfs déterminés; on conclut que le pancréas est en repos pendant l'état de jeûne d'après l'écoulement du produit sécrété par des canules introduites dans le canal de Wirsung. Malheureusement le résultat de telles expériences est troublé fréquemment par maintes circonstances; ainsi chez le chien la glande réagit aussitôt et pour longtemps contre le choc opératoire inévitable, en pâlissant, en arrêtant son activité dans le cas où elle existait, ou bien par l'incapacité d'entrer en activité. Mais si l'on a fermé la plaie abdominale et amené au-dehors la canule par une ouverture fistulaire, alors survient, après quelque temps, une sécrétion profuse, visiblement anormale. Jusqu'ici les résultats apparemment les plus exacts sont fournis par des fistules pancréatiques faites de telle façon qu'un segment intestinal renfermant l'ouverture du canal de Wirsung soit séparé en haut et en bas du reste de l'intestin, fendu suivant sa longueur et fixé par des points de suture dans la plaie abdominale, en même temps qu'on réunit par suture le bout supérieur de l'intestin au bout inférieur. Des chiens rétablis de cette opération ne présentaient pas de sécrétion pancréatique pendant l'état de jeûne. Chez les lapins et autres herbivores la glande semble sécréter continuellement dans les conditions normales, même dans l'intervalle des repas. Chez les chiens à fistule pancréatique bien réussie la sécrétion commence immédiatement après le repas et s'élève vers un maximum qui est atteint en-déans les trois

premières heures; puis elle diminue jusqu'à la cinquième ou septième heure, et augmente de nouveau, à un faible degré, jusqu'à la neuvième ou onzième heure; puis elle diminue lentement et s'arrête complètement après vingt quatre heures dans le cas où on n'a pas donné un nouveau repas. Les modifications survenues dans les tubes glandulaires varient d'après l'époque : jusqu'à la dixième heure et même plus tard, la zone voisine de la lumière présente un aspect trouble plus marqué et se colore davantage sous l'influence du carmin, comme aussi de l'hématoxyline. En même temps cette zone devient plus petite, tandis que celle qui avoisine la membrane basale devient plus grande, quoique non dans la même mesure, de sorte que les cellules en totalité diminuent de hauteur; les noyaux deviennent sphériques. A une période ultérieure survient à nouveau une augmentation considérable des granulations en même temps que leur zone devient plus large, que la hauteur des cellules augmente, que la zone homogène devient plus petite et que les noyaux deviennent anguleux.

Le fluide pancréatique est très diversement riche en substances fixes selon les diverses circonstances. Fréquemment chez le chien il est visqueux, presque filamenteux et se coagule sous l'influence du froid en une masse gélatineuse transparente; il se coagule fréquemment aussi quand on le chauffe au bain-marie. Le contenu en substances fixes, qui peut atteindre de 6 à 10 %, est généralement inversement proportionnel à la vitesse de la sécrétion : toutefois il arrive, par exemple après un repas au lait, que le contenu pour cent s'accroît avec la vitesse de la sécrétion, et même que ce contenu s'accroît encore si la vitesse diminue ensuite. Quand on provoque chez un chien à jeûn la sécrétion par la pilocarpine, le contenu pour cent est toujours très élevé pour une vitesse minime de sécrétion. On peut en conclure que, même dans ces glandes, la sécrétion aqueuse ne doit pas être rapportée au même processus des cellules que la formation et la sécrétion des substances fixes, notamment des substances organiques.

Encore plus nettement que sur les glandes muqueuses on observe ici que les substances spécifiques de la sécrétion pancréatique ne sont pas renfermées comme telles dans les cellules glanduleuses, mais sous forme d'un produit préliminaire voisin. Comme substance importante de la sécrétion pancréatique et dont nous traiterons plus en détail en étudiant la digestion, il faut signaler un ferment nommé trypsine qui exerce une action digestive sur les substances albuminoïdes dans un milieu alcalin. Si l'on tue un chien à jeûn depuis 24 heures, si l'on fait aussitôt un extrait glycériné à l'aide d'une partie du pancréas et si l'on

examine son pouvoir de digérer l'albumine dans une solution de carbonate sodique de 1 à 2 %, on trouve qu'il est inactif ; mais le reste de la glande abandonné à l'air pendant 24 heures fournit, dans les conditions identiques, un extrait fort actif ; par conséquent le pancréas du chien à jeûn, qui ne sécrétait pas, mais était disposé à fournir aussitôt une sécrétion renfermant de la trypsine lors d'un repas, ne renfermait pas de trypsine, mais un produit préliminaire, un zymogène qui se transforme en trypsine lorsque le pancréas est abandonné à l'air ; le zymogène de la trypsine passe lui-même dans l'extrait glycériné, car l'extrait glycériné de la glande fraîche de l'animal devient peu à peu actif si on le dilue avec de l'eau renfermant de l'air ; on accélère cette transformation si l'on fait passer de l'oxygène, ou si on l'agite avec du noir de platine, ou si on l'acidifie avec l'acide acétique ; la transformation est empêchée, au contraire, par l'addition d'une solution de carbonate sodique de 1 à 2 %.

Les modifications histologiques décrites ci-dessus, présentées par les cellules glandulaires lors de la sécrétion, et les dosages du zymogène faites dans la substance glandulaire à différentes phases de la sécrétion amènent à conclure, que le zymogène et les autres substances spécifiques se forment et se sécrètent dans la même mesure que disparaissent les granulations de la zone cellulaire entourant la lumière de la glande ; on doit conclure, en outre, que cette formation s'effectue dans la zone protoplasmatique qui entoure le noyau et qu'elle augmente pendant le premier stade de la sécrétion par absorption de substances empruntées aux voies lymphatiques, tandis que, pendant le deuxième stade, elle cède plus de substances qu'elle n'en absorbe. Nous devons considérer ces phénomènes comme des processus trophiques liés à la sécrétion, les processus sécrétoires qui concernent le transport d'eau et de sels n'affectant pas de proportion avec eux. Cette séparation se présente d'une manière frappante si la glande entre dans un état de sécrétion anormal et continu après l'opération de la fistule ; le produit sécrété ainsi en quantité relativement considérable devient pauvre en substances fixes, dépourvu de trypsine et des autres substances spécifiques ; l'examen histologique d'une telle glande démontre l'atrophie de la zone granuleuse des cellules glandulaires.

La vitesse avec laquelle la sécrétion pancréatique survient après le repas permet de conclure à l'existence d'une action réflexe ; un arrêt réflexe de la sécrétion s'établit au contraire par une forte excitation des nerfs sensitifs les plus divers, du bout central du vague et par le vomissement. Pour que ce processus d'arrêt s'établisse, les nerfs qui se rendent à la glande doivent être intacts ; après la section de tous ces nerfs, la glande se met à sécréter d'une

manière continue. Remarquons que son stroma renferme une quantité relativement considérable de cellules nerveuses. Quand les nerfs glandulaires sont intacts, l'excitation de la moelle allongée provoque l'activité sécrétoire ou l'accélère. L'existence de fibres nerveuses distinctes qui auraient surtout une influence sécrétoire, et d'autres qui agiraient surtout trophiquement, n'a pas été démontrée pour le pancréas. En tout cas la circulation de cette glande, d'une part, se trouve sous l'influence nerveuse, d'autre part, est en rapport avec l'activité sécrétoire. Le pancréas qui sécrète présente une belle coloration rouge, et quand la sécrétion s'arrête il offre, d'ordinaire, une pâleur très intense, ce qui se présente avec netteté lors de l'arrêt réflexe de l'activité glandulaire et de l'excitation du nerf splanchnique; chez le lapin, dont le pancréas, très mince en certains endroits, a pu être observé à l'état vivant sous le microscope avec des grossissements suffisants, on constate que la rougeur de la glande est accompagnée d'une dilatation très marquée des capillaires sanguins.

La plus haute pression qui ait été observée au manomètre relié avec le canal pancréatique était de 17 mm. de mercure; sous cette haute pression la sécrétion continua et amena un œdème de la glande; la pression observée ne donne donc pas la mesure pour la force d'expulsion que le pancréas en activité est à même de produire, mais elle atteste la résistance très faible qu'opposent les canalicules glandulaires à la transsudation.

Après l'extirpation totale du pancréas chez le chien, le contenu du sang et de l'urine en sucre augmente d'une manière pathologique, les animaux périssent avec amaigrissement et perte des forces. Cet effet ne paraît pas dû seulement à des troubles digestifs survenant par l'absence du liquide pancréatique dans le contenu intestinal ; car il ne se présente pas quand des restes de la glande sont laissés en place sans être reliés avec le tube intestinal. La glande paraît donc exercer, même sans déverser son fluide dans l'intestin, une influence sur les processus des échanges nutritifs de l'organisme ; cette influence pourrait être due à une métacrasie du sang.

La *muqueuse stomacale* prend part à la sécrétion du suc gastrique par toutes ses cellules épithéliales ; sa surface sécrétante est augmentée par des plis visibles à l'œil nu et par des invaginations tubuleuses qu'on peut démontrer par le microscope et qui débouchent au fond des plis ; ces dernières constituent les glandes stomacales. Déjà à l'œil nu on distingue sur la muqueuse stomacale deux parties dont l'une occupe le voisinage du pylore, l'autre le fond et les courbures de l'estomac. La première s'appelle région pylorique, la dernière

région du fond. La première est pâle, blanchâtre, pourvue d'un petit nombre de plis élevés qui se relient rarement entre eux ; la dernière possède une couleur rouge jaune ou rouge grise et de nombreux plis peu profonds qui forment un réseau irrégulier ; comme les glandes stomacales pénètrent partout à la même profondeur dans la muqueuse, les glandes pyloriques sont plus courtes que les glandes du fond. A des segments égaux de la muqueuse stomacale correspond dans la partie pylorique une plus petite surface sécrétante que dans la partie du fond. Comme en outre les glandes du fond sont beaucoup plus serrées que les glandes pyloriques, le rapport de l'épithélium glandulaire à l'épithélium de surface est également plus grand dans la partie du fond.

Les cellules de l'épithélium superficiel sécrètent de la mucosité et se détruisent ainsi peu à peu ; on observe, spécialement après certaines méthodes de traitement, que la partie des cellules tournée vers la surface est vide et que les membranes conservées latéralement, les capsules restantes, possèdent dans leur partie inférieure seulement, du protoplasme avec un noyau allongé dans l'axe de la cellule. Là où la partie supérieure du contenu cellulaire est restée conservée, elle se montre composée de mucus fortement imprégné d'albumine. Entre ces cellules de l'épithélium superficiel et la membrane basale se trouve une couche interrompue de petites cellules protoplasmatiques qui sont considérées comme représentant des stades de la formation des cellules sécrétantes. Dans la profondeur des plis, l'épithélium superficiel modifie quelque peu son aspect au voisinage des embouchures des glandes; les cellules y deviennent moins élevées, plus étroites et présentent moins de traces de la destruction. L'épithélium glandulaire est distinct partout de l'épithélium superficiel; le fait doit surtout être signalé pour les glandes pyloriques dont l'épithélium a été identifié jadis avec l'épithélium superficiel. Les cellules des glandes pyloriques ne se montrent, après aucune méthode de traitement, partiellement vidées comme les cellules de l'épithélium superficiel ; dans ces dernières il est possible seulement de colorer le reste non expulsable; dans les premières toute la substance cellulaire se laisse colorer ; le noyau des cellules glandulaires pyloriques est allongé dans le sens transversal ; dans les préparations à l'alcool-carmin l'épithélium superficiel est recouvert d'une couche muqueuse, tandis que la sécrétion des cellules glandulaires renfermée dans la cavité glandulaire constitue une masse colorable par le picro-carmin.

Les glandes du fond renferment deux espèces de cellules : les unes se rencontrent sur toute l'étendue du tube glandulaire et sont appelées cellules principales ; les autres se trouvent dispersées entre les cellules principales, le

long de la membrane basale, et sont nommées cellules de recouvrement ou cellules du lab. Dans le voisinage de l'embouchure ou du col de la glande, le nombre des cellules de recouvrement augmente notablement par rapport à celui des cellules principales. Les cellules de recouvrement sont très riches en albumine ; pendant l'état de jeûne elles constituent des cellules petites, à contours irréguliers, souvent anguleuses, qui se distinguent par leur colorabilité avec le bleu d'aniline ; les cellules principales sont très analogues aux cellules de pylore, mais s'en distinguent à l'état frais par une granulation plus grossière et plus foncée.

Pour étudier la sécrétion et la composition du suc gastrique on a recours à des chiens sur qui on pratique une fistule gastrique ; on réunit la paroi gastrique à la paroi abdominale, et à travers l'ouverture fistulaire commune aux deux parois on fixe une large canule, à bords proéminents, qui reste d'ordinaire fermée par un bouchon. Les chiens supportent une telle fistule pendant des années. Même chez l'homme, à diverses reprises, on a eu l'occasion d'observer des fistules gastriques ; c'est même une fistule gastrique, déterminée par un traumatisme chez un chasseur Canadien, qui a donné l'idée de cette méthode d'expérience laquelle a fourni des résultats très utiles. Sans qu'on trouble l'activité digestive, on peut retirer, par une telle fistule, du suc gastrique pur ou du contenu stomacal à différents moments après les repas ; à l'aide d'un miroir on peut observer la muqueuse stomacale, mesurer sa température à l'aide d'un thermomètre, etc. Toutefois si l'on veut obtenir du suc gastrique pur il faut éviter qu'il ne soit mélangé de salive avalée, ce qui se reconnaît facilement au caractère écumeux. Le suc gastrique constitue un liquide clair à peine filamenteux. Des fistules gastriques très précieuses, mais difficiles à établir, sont celles qui ont été formées chez le chien de telle sorte qu'après la résection d'un segment soit au pylore, soit au fond de l'estomac, la continuité du tube digestif ait été rétablie par la suture de la plaie stomacale, et que le segment isolé forme un cul-de-sac s'abouchant dans l'ouverture des parois abdominales.

Si un chien porteur d'une fistule gastrique ordinaire, à jeûn pendant un jour, est placé sur une table, la canule étant ouverte, si on lui montre un morceau de viande tout en le tenant fixé, on constate que du suc gastrique pur, qu'on peut recueillir dans un petit vase mis sous l'animal, s'écoule d'abord par la canule qui était sèche jusqu'alors. Bientôt il s'y mêle des flocons muqueux et spumeux provenant de la salive buccale avalée. On reconnait ainsi que l'estomac à l'état de jeûne sécrète peu ou pas de suc, ce qui correspond à ce qu'on trouve à l'autopsie du chien à jeûn ; cependant nous trouvons chez ce dernier que la

muqueuse est recouverte d'une couche de mucus, surtout développée dans la partie pylorique. Chez un homme à qui on avait pratiqué une fistule gastrique, à la suite d'un rétrécissement œsophagien absolument infranchissable, on observa, en outre, qu'il survenait de la sécrétion de suc gastrique quand il mâchait des substances sapides; cela nous apprend que la sécrétion du suc gastrique se trouve sous la dépendance du système nerveux central. Cette conclusion doit être considérée comme justifiée, quoiqu'on n'ait pas réussi jusqu'à ce jour à obtenir un effet indubitable sur la sécrétion gastrique par l'excitation ou la section de nerfs. A ce point de vue furent étudiés, mais sans effet certain, le vague, le splanchnique et le plexus cœliaque; après la section de toutes les communications nerveuses connues, la sécrétion de suc gastrique actif persista; à ce point de vue l'estomac présente de l'analogie avec le cœur dont l'activité est réglée normalement par le système nerveux central, mais qui continue à battre quand on a sectionné toutes les communications nerveuses. Dans la profondeur de la paroi gastrique sont renfermées des masses notables de cellules ganglionnaires, de sorte qu'il paraît permis d'admettre l'existence de réflexes qui s'achèvent dans la paroi gastrique elle-même.

Pour l'estomac nous ne possédons aucun indice concernant une influence directe des excitations nerveuses sur les processus d'échanges nutritifs dans les cellules glandulaires. L'action des centres nerveux, centraux et périphériques, doit être indirecte; les vaisseaux pourraient servir d'intermédiaires; car on a constaté directement que la muqueuse gastrique rougit lors du début ou d'une augmentation de l'activité sécrétoire. L'excitation du splanchnique fait pâlir la muqueuse de l'estomac. Mais on pourrait encore se représenter comme intermédiaires les processus de contraction de la paroi digestive qui détermineraient mécaniquement l'excitation de la muqueuse. On peut se convaincre facilement, en observant un chien à fistule stomacale, que l'excitation mécanique est active; il suffit, à cet effet, d'introduire une baguette en verre par la canule et de la promener sur la muqueuse de l'estomac; le suc gastrique s'écoule, quoique en petites quantités. Si on introduit dans l'estomac un ballon de caoutchouc à parois minces, qu'on l'insuffle et qu'on le laisse s'affaisser alternativement, on obtient des quantités notablement plus fortes de fluide; il s'ensuit que la quantité obtenue par l'excitation mécanique dépend de l'étendue de la surface muqueuse atteinte directement, et que l'excitation ne se communique pas d'une partie de la surface stomacale à une autre partie.

L'excitation chimique, spécialement celle par les substances à réaction alcaline, est plus efficace que l'excitation mécanique; la résorption de substances

nutritives exerce sur la sécrétion du suc gastrique une influence hautement remarquable ; à ce point de vue les expériences instituées chez un chien avec un cul-de-sac isolé du fond de l'estomac ont donné des résultats très précieux ; après un repas ordinaire consistant en aliments digestibles, le cul-de-sac commençait à sécréter, non pas immédiatement, mais seulement après 15 à 30 minutes, et cette sécrétion continuait jusqu'à ce que l'estomac pût être vidé complètement, par conséquent pour un repas moyen pendant 13 à 14 heures, pour un repas très abondant 16 à 20 heures. Mais si l'on donnait au chien des aliments très difficilement digestibles, par exemple du ligament de la nuque grossièrement divisé, aucune sécrétion ne survenait dans le cul-de-sac pendant un temps plus long, même pendant une heure ; elle pouvait être provoquée quand on donnait ensuite à boire, mais alors elle ne durait non plus que peu de temps.

Parmi les substances spécifiques du suc gastrique on trouve, en première ligne, l'acide chlorhydrique libre et un ferment qui digère l'albumine dans un milieu acide, la pepsine. Un cul-de-sac pylorique donne une sécrétion alcaline, mais renfermant de la pepsine ; un cul-de-sac du fond fournit une sécrétion acide contenant aussi de la pepsine. La pepsine est donc fournie par les glandes du pylore et du fond ; le mucus, dont une petite quantité seulement accompagne le suc gastrique éliminé par la fistule, est un produit de l'épithélium superficiel ; on le rencontre comme une couche qui recouvre, d'une part, la muqueuse de l'estomac, d'autre part, les bols alimentaires. Les quantités de pepsine qu'on peut retirer de la muqueuse du fond et de la région pylorique varient avec l'état de la digestion. Dans le même sens, mais non d'une manière simplement proportionnelle, se modifie aussi le contenu en pepsine du suc gastrique. Ainsi la quantité de pepsine contenue dans la muqueuse de l'estomac diminue jusqu'à la neuvième heure, pour atteindre ensuite peu à peu sa valeur primitive ; la quantité de pepsine du suc gastrique augmente, après s'être abaissée seulement jusqu'à la deuxième heure, et cela de telle manière qu'elle dépasse notablement sa valeur primitive, puis diminue lentement à partir de la cinquième heure.

La quantité de pepsine contenue dans la muqueuse dépend de l'état des cellules principales des glandes du fond et de celui des cellules des glandes pyloriques, mais elle n'est nullement influencée par l'état des cellules de recouvrement des glandes du fond ; de grosses et claires cellules principales, cellules de la région pylorique, sont l'indice d'un contenu élevé en pepsine, tandis que des cellules troubles et à volume réduit accompagnent la diminution

du contenu en pepsine de la muqueuse. Au contraire, comme les cellules de recouvrement sont les plus petites quand la richesse en pepsine pendant l'état de jeûne est la plus élevée, et qu'elles sont les plus grosses à partir de la sixième jusqu'à la quinzième heure de la digestion, alors que la muqueuse est pauvre en pepsine et que les cellules principales sont petites, on conclut que la préparation de la pepsine s'effectue dans les cellules principales des glandes du fond ainsi que dans les glandes pyloriques, et non pas dans les cellules de recouvrement. Cette conclusion trouve un appui dans le fait constaté chez les grenouilles, d'après lequel l'estomac qui contient exclusivement des cellules de recouvrement ne forme que de l'acide, tandis que la pepsine en solution alcaline est sécrétée dans l'œsophage dont les cellules correspondent en réalité aux cellules principales de l'estomac.

Le suc gastrique mélangé est moins acide au début de la digestion qu'à une période ultérieure, ce qui provient de ce que le suc du fond, sécrété toujours avec une acidité relativement considérable, se trouve dilué à des degrés divers par la salive alcaline et le suc pylorique alcalin. Le suc gastrique mélangé renferme au maximum 3 ‰ d'acide chlorhydrique libre, la sécrétion d'un cul-de-sac du fond 5,5 ‰. Aujourd'hui il est admis d'une manière générale que le suc gastrique sécrété pendant la digestion normale doit en grande partie son acidité surtout à l'acide chlorhydrique libre, quoique dans les conditions pathologiques, ainsi que dans les premières portions sécrétées au début d'une digestion normale, on ait démontré la présence d'acide lactique libre; mais on reste dans le doute sur le point de savoir si l'acide chlorhydrique est sécrété comme tel par les cellules glandulaires, ou bien s'il se forme dans la sécrétion par une réaction de l'acide lactique libre sur les chlorures; en effet, il est démontré expérimentalement que l'acide lactique en solution aqueuse décompose lentement les chlorures à la température ordinaire et met ainsi en liberté de l'acide chlorhydrique. On doute absolument si le produit de sécrétion quitte les cellules avec une réaction acide; jusqu'ici on n'a pas réussi à démontrer que les cellules de recouvrement elles-mêmes aient une réaction acide, et même les expériences instituées sur le contenu des canaux glandulaires ont donné des résultats incertains. La réaction acide se constate seulement, d'une manière positive lors de la digestion, à l'embouchure des canaux glandulaires; il est donc possible qu'un produit organique de sécrétion soit d'abord oxydé en acide lactique à l'intérieur des canaux glandulaires, et que cet acide, de son côté (peut-être à l'état naissant), exerce une action de décomposition sur les chlorures sécrétés en même temps. Les chlorures du sang sont attirés par les

cellules glandulaires; en effet, la muqueuse de l'estomac au moment où elle est riche en pepsine renferme aussi une plus grande quantité de chlorures. Pendant les maladies fébriles qui appauvrissent le sang en chlorures (par suite d'une perte excessive de chlore avec l'urine) la formation d'acide chlorhydrique dans l'estomac diminue. Les alcalis qui deviennent libres dans l'estomac par suite de la décomposition des chlorures déterminent ce résultat que l'urine sécrétée pendant la digestion devient moins acide, ou même alcaline.

Outre la pepsine, le suc gastrique renferme encore deux autres ferments, un ferment lactique qui provoque la décomposition des hydrates de carbone en acide lactique, et le ferment du lab ou de la présure qui détermine la coagulation du lait. Le ferment du lab se comporte, en ce qui concerne le lieu et la quantité de sa formation, comme la pepsine. Ces deux ferments peuvent être extraits, par la glycérine, de la muqueuse fraîche ou desséchée ; toutefois cette muqueuse contient une certaine partie des deux ferments sous forme d'un stade immédiatement préliminaire (sous forme d'un zymogène), analogue au zymogène de la trypsine ; en effet, la muqueuse traitée par une solution diluée de chlorure de sodium ou d'acide chlorhydrique cède à la glycérine une plus grande quantité de ferment ; la transformation de ces zymogènes dans leurs ferments correspondants serait également empêchée par une solution de carbonate sodique de 1 à 2 °/₀.

Sur la *muqueuse intestinale*, les dispositifs qui servent à la sécrétion et à la résorption sont mêlés les uns aux autres. Il est probable que toute la surface, fortement agrandie par les invaginations et évaginations, est à même de sécréter, mais pour les villosités de l'instestin grêle la résorption occupe certainement la première place. Les invaginations de la muqueuse, revêtue d'un épithélium, qui débouchent librement dans le gros intestin, et qui dans l'intestin grêle se groupent autour de la base des villosités, constituent la partie principale de la surface sécrétoire; ce sont les glandes de Lieberkühn. On doit en distinguer les glandes de Brunner qui se rencontrent dans le duodénum et dont chacune est formée par un canal excréteur, commun à différents tubes glandulaires ramifiés, qui pénètrent jusque dans la sous-muqueuse où ils présentent des dilatations acineuses. L'épithélium des glandes de Brunner ressemble grandement à celui des glandes pyloriques et renferme aussi de la pepsine dont la quantité, comme dans les glandes pyloriques, varie avec les différentes périodes de la digestion et modifie l'aspect des cellules. Les cellules des glandes de Lieberkühn reposent sur une membrane sans structure, à double contour, dont l'existence peut être démontrée d'une manière particulièrement facile,

Dans l'intestin grêle prédomine à beaucoup près les cellules cylindriques minces, ayant un noyau ovale situé dans l'axe du cylindre et rapproché de la membrane basale. Ces cellules se colorent fortement par le carmin et présentent fréquemment un liseré de bâtonnets, telles les cellules épithéliales des villosités (voir le chapitre de la digestion); elles présentent, par l'emploi de certaines méthodes de fixation, une striation longitudinale très fine qui traverse tout le corps de la cellule. Au milieu d'elles se trouvent, en quantités variables, les formations décrites sous le nom de cellules caliciformes qui proviennent apparemment des premières cellules par une métamorphose muqueuse; la partie gonflée de ces cellules ne se colore pas par le carmin, tandis que leur extrémité effilée, voisine de la membrane basale et qui renferme le noyau, absorbe cette matière colorante. Dans les glandes du rectum les cellules épithéliales qui sont en train de subir la métamorphose muqueuse constituent la masse principale; après une activité sécrétoire fortement stimulée, les cellules caliciformes peuvent y former des séries continues; on trouve alors entre leurs extrémités effilées de petites cellules riches en protoplasme, qui servent probablement à la régénération. Le mucus prédomine dans la sécrétion des glandes du gros intestin; dans la sécrétion des glandes de l'intestin grêle c'est le liquide qui prédomine; aussi l'on peut dire qu'il y a des glandes à mucus dans le gros intestin et des glandes à suc intestinal dans l'intestin grêle.

Pour étudier les conditions de sécrétion et la composition du *suc intestinal* on a recours aux fistules intestinales. Un fragment de l'intestin grêle est réséqué dans la continuité du tube tandis qu'on évite soigneusement toute lésion du mésentère; le bout stomacal de l'intestin est suturé avec le bout rectal; on ferme le morceau réséqué à l'une de ses extrémités en cul-de-sac, et l'on suture son autre extrémité dans la plaie abdominale.

La muqueuse intestinale est en repos pendant l'état de jeûne, tandis que pendant la digestion elle sécrète le plus intensivement de la sixième à la septième heure. Les excitations mécanique, électrique et chimique permettent de provoquer à tout instant la sécrétion. Les liquides les plus efficaces à cet égard sont ceux qui possèdent une réaction faiblement acide; toutefois l'injection de suc gastrique dans la fistule intestinale, ainsi que celle de bile, semble demeurer sans effet.

Le suc intestinal possède une réaction alcaline et contient environ $2\ ^1/_2$ % de substances fixes, dont $^1/_3$ environ est formé par les albumines, $^1/_3$ par d'autres substances organiques et $^1/_3$ par des sels fixes.

Dans les *glandes sébacées* de la peau la sécrétion ne constitue pas une fonction cellulaire qui permet aux cellules, comme dans les glandes albumineuses, de survivre à un grand nombre de périodes sécrétoires ; il se présente plutôt ici une manière d'être, développée à l'extrême, que nous avons déjà trouvée indiquée dans les glandes muqueuses. La formation et l'excrétion de la mucine semblent s'accompagner chaque fois d'une diminution notable de la vitalité des cellules ; c'est ainsi qu'on explique l'état de vacuité des cellules muqueuses stomacales et des cellules caliciformes de l'intestin ; ce serait encore la raison d'être des divers complexus des cellules périphériques considérées comme matrice pour la néo-formation de cellules, et dont le prototype est donné par les formations en demi-lune de la glande sous-maxillaire du chien. Dans les glandes sébacées de la peau la destruction et la reformation des cellules occupent l'avant-plan ; dans les cellules qui vont se détacher se fait une transformation de la substance cellulaire, probablement d'albumine en graisse, et cela sur une grande échelle ; le produit de la sécrétion est constitué par les produits de destruction des cellules.

Les glandes sébacées constituent des vésicules pyriformes, simples ou ramifiées, dont le canal excréteur débouche généralement dans les follicules pileux ; les vésicules sont tapissées par un épithélium stratifié ; il reste seulement au centre une petite lumière remplie de détritus cellulaires, notamment de gouttelettes graisseuses. Dans les glandes des follicules pileux la sécrétion sert à oindre les cheveux ; pour les glandes de Meibomius, qui représentent une aggrégation de glandes sébacées ayant un canal excréteur commun, elle sert à engraisser les cils et les bords des paupières ; ainsi entretenus, les bords engraissés des paupières s'opposent au débordement du fluide lacrymal. L'excrétion du produit ne se fait pas dans les glandes sébacées sous la pression d'un liquide sécrété par les cellules, mais en partie d'une manière lente dans la mesure où les cellules s'accroissent et se détachent, avec des renforcements momentanés sous l'action de forces extérieures tels que le clignement des paupières pour les glandes de Meibomius, la contraction des érecteurs pileux pour les glandes sébacées de la peau.

Les *glandes mammaires* se rapprochent embryologiquement des glandes sébacées de la peau ; dans leurs cellules, comme dans celles des glandes sébacées, il se forme de la graisse ; mais ces cellules survivent à la formation et à l'excrétion de la substance spécifique comme les cellules des glandes muqueuses. La sécrétion des glandes mammaires ne constitue pas une manifestation vitale habituelle ; sauf quelques rares exceptions, elle ne se fait que

chez la femme, et encore seulement dans les temps qui suivent l'accouchement. Si à des intervalles réguliers la succion ou la traite est opérée, la sécrétion coule abondamment; autrement il ne s'élimine qu'une petite quantité de sécrétion. Dans les intervalles de repos il se forme un produit qui distend la mammelle ou le pis; lors de la traite on obtient une quantité de lait notablement plus grande que celle qui peut être contenue en une fois dans le pis; d'où l'on doit conclure qu'il survient alors une augmentation de l'activité sécrétoire; comme les portions de lait obtenues dans les stades ultérieurs de la traite sont plus riches en graisse, il ne s'agit pas uniquement d'une augmentation du courant liquide, mais on doit admettre qu'il survient aussi dans les cellules glandulaires un accroissement de la formation de graisse. Le liquide, offrant un contenu en sels différent de celui du sérum sanguin, constitue un produit de sécrétion, et non de transsudation. Quelque indubitable que soit l'influence de la succion ou de la traite sur la sécrétion, le mécanisme de cette stimulation n'en est pas moins inexpliqué. On a songé à des actions réflexes survenant à la suite des excitations de la peau très sensible du mamelon; mais on n'a pas réussi à démontrer l'existence de nerfs dont l'excitation ou la section exercerait une influence certaine sur la sécrétion lactée. Il est remarquable que la sécrétion s'arrête, que tout l'organe s'atrophie même, quand on ne vide pas la glande qui s'est distendue peu à peu pendant le repos. Comme la sécrétion s'arrête sous l'influence de la pression croissante dans les cavités glandulaires, l'idée se présente immédiatement à l'esprit d'admettre que la disparition de la pression suffit pour donner libre cours aux forces des cellules glandulaires qui président à la sécrétion.

Le *lait* fraîchement émis constitue un liquide blanc opaque, même en couche mince, ayant une réaction alcaline; la couleur blanche et l'opacité proviennent de ce que le lait est formé par une suspension de fines gouttelettes graisseuses dans un liquide aqueux, c'est-à-dire par une émulsion. Sous le microscope on voit un grand nombre de gouttelettes graisseuses, les unes plus petites que les autres, qui nagent généralement en liberté dans le liquide; quelques unes d'entr'elles sont renfermées dans des cellules ou restes de cellules. On rencontre le plus grand nombre de cellules dans le lait sécrété quelques jours avant la naissance et pendant les premiers jours qui suivent; ces cellules, appelées corpuscules du colostrum, sont granulées à l'état frais, arrondies ou en forme de mûre; quelques-unes d'entr'elles présentent des mouvements amiboïdes sur la platine chauffée du microscope; l'acide acétique ou le carmin y font apparaître un noyau.

Une émulsion ne peut persister que si la pression qui pousse vers le haut chacune des gouttelettes graisseuses est plus faible que la résistance du frottement. Si le poids spécifique d'une seule gouttelette est dépassé, ne fût-ce que pour une petite quantité, par celui du liquide suspenseur, la gouttelette arrivera certainement à la surface après un temps dont la durée est influencée par la viscosité du liquide ; les gouttelettes doivent confluer à la surface en une couche graisseuse continue dans le cas où elles ne sont point séparées par des membranes. Quand le lait est conservé dans le froid à l'abri de la décomposition chimique, les plus grosses gouttelettes graisseuses arrivent en effet à la surface où elles ne confluent toutefois qu'en minime partie pour former des yeux de graisse : la plupart d'entre elles persistent comme telles et constituent ainsi la crème qui est distincte du beurre. Le lait écrémé est devenu un peu moins opaque, mais il n'en conserve pas moins sa couleur blanche ; les plus petites gouttelettes graisseuses ne montent jamais à la surface, ce qu'on explique le plus facilement en admettant que le poids spécifique de chaque gouttelette est égal au poids spécifique du liquide suspenseur. Le phénomène de la formation de la crème nous a déjà conduit à admettre l'existence d'une membrane ; la moyenne du poids spécifique de la membrane et de la graisse peut être égale pour chaque petit globule au poids spécifique du liquide. La possibilité de l'existence de membranes qui entourent les globules est établie pour le lait par la présence de l'albumine. Si on laisse confluer sur un porte-objet une gouttelette graisseuse avec une gouttelette d'une solution albumineuse, il se forme à la limite des deux liquides une membrane facilement reconnaissable par suite des plis qu'elle forme, et qu'on appelle la membrane haptogène. Pour réunir les globules graisseux de la crème on a recours à des secousses très intenses et fréquemment répétées, telles qu'elles sont exécutées dans le barattage. Le beurre constitue la graisse du lait, dont le point de fusion est inférieur à 20° et qui, à l'état frais, renferme surtout de l'acide butyrique combiné au radical alcoolique triatomique de la glycérine.

Le lait fraîchement sécrété renferme deux substances albuminoïdes : pour la moindre quantité, l'albumine séreuse ordinaire, puis un albuminate alcalin nommé caséine. Dans le lait abandonné au repos, l'albumine séreuse disparaît tandis que la caséine augmente ; c'est à cette dernière que le lait est redevable de la propriété de se coaguler. Si à la température ordinaire on laisse le lait exposé à la lumière, il prend une consistance faiblement gélatineuse après que sa réaction est devenue acide ; le lait de femme arrivé dans l'estomac y devient floconneux, celui de la vache grumeleux. La caséine qu'on ne peut

faire coaguler par l'ébullition lorsque le lait possède sa réaction alcaline naturelle, ni même lorsqu'il est très faiblement acidifié, se coagule déjà à froid lorsqu'on acidifie plus fortement. En outre, la caséine du lait se coagule par l'addition de suc gastrique, même quand la quantité d'acide de ce dernier est trop faible pour qu'on puisse lui attribuer exclusivement la coagulation ; de fait, on peut isoler de la muqueuse stomacale un ferment, la ferment de la présure, qui détermine la coagulation du lait ou d'une solution de caséine sans le secours d'acide.

L'acidité qui survient dans le lait exposé à l'air provient d'une décomposition fermentative de l'hydrate de carbone ; ce dernier constitue un sucre d'une espèce particulière nommé sucre de lait, parce qu'il se rencontre exclusivement dans le lait. Il se distingue du sucre de raisin, entre autres, par sa saveur plus douce, par sa propriété de cristalliser et par son pouvoir réducteur moins grand. Le contenu salin du lait dépasse proportionnellement celui du sang, et se distingue, en outre, par une diminution du natrium et une forte prédominance de potassium et de calcium ; le contenu en fer est aussi relativement considérable.

La caséine et le sucre de lait ne se trouvent pas préformés dans le sang ; ces substances prennent donc naissance pendant la sécrétion, ou bien se forment dans le lait après sa sécrétion. Cette dernière hypothèse paraît assez probable pour la caséine, car, même après l'excrétion du lait, l'albumine du sérum se transforme en caséine. Quant au sucre de lait, il ne se forme pas aux dépens du sucre de raisin renfermé dans le sang, mais il résulte d'une décomposition de l'albumine dans la glande. De même, la graisse que renferme le lait ne provient qu'en minime partie de la graisse charriée par le sang, et se forme presque tout entière dans la glande mammaire, aux dépens de l'albumine. On constate, en effet, que la teneur du lait en graisse et en sucre n'est presque aucunement modifiée par l'administration d'aliments qui ne renferment pas ou que très peu d'hydrates de carbone. Ce fait a été démontré expérimentalement sur des chiennes nourries de viande très maigre ; d'autre part, on ne réussit pas à augmenter notablement la teneur du lait en hydrates de carbone et en graisses quand on administre ces substances en plus forte quantité. Au contraire, l'administration d'albumine exerce une influence considérable sur la composition normale du lait. Ajoutons cependant que la graisse donnée avec les aliments a aussi une influence réelle sur cette composition.

Le tableau suivant indique la composition normale moyenne du lait de femme et du lait de vache.

	LAIT DE FEMME	LAIT DE VACHE
Eau	88,908	87,22
Caséine.	3,924	3,18
Albumine		0,48
Graisse.	2,666	3,62
Sucre	4,364	1,82
Sels	0,138	0,68

Une bonne vache pesant 500 kg. donne journellement, pendant la période de lactation, 25 litres de lait et même davantage. La quantité la plus forte qu'on ait observée fut celle fournie par une vache de 721 kg., qui donna 44,5 litres de lait en 24 heures.

La *foie* sécrète la bile qui, chez l'homme, se déverse dans le duodénum à l'endroit même où vient s'y déverser le suc pancréatique. Chez plusieurs espèces animales, les canaux excréteurs du foie et du pancréas se jettent dans l'intestin à une certaine distance l'un de l'autre ; ainsi, chez le lapin, le canal de Wirsung aboutit au duodénum environ 30 ctm. plus bas que le canal cholédoque.

La sécrétion biliaire intervient activement dans la digestion, car elle favorise les transformations chimiques des aliments ingérés, grâce à son alcalinité et à sa teneur en acides biliaires. D'un autre côté, par la sécrétion biliaire, le foie purifie le sang, puisque certains éléments constituants de la bile, tels que les pigments, se forment aux dépens de produits provenant de la décomposition du sang. Mais la fonction métakératique du foie se manifeste encore autrement que par la sécrétion de la bile ; en effet, cet organe enlève au sang de la veine-porte certains produits alibiles résorbés à la surface de l'intestin. Des hydrates de carbone dissous sont amenés au foie par la veine-porte, s'accumulent dans cet organe sous forme de glycogène, qui est un corps peu soluble, et, à mesure que le besoin s'en manifeste, ils sont repris par le sang sous une forme soluble.

Nous avons déjà vu quelle est l'importance des hydrates de carbone au point de vue du travail qu'exécutent les muscles. Si les hydrates de carbone restaient en solution, ils seraient éliminés aussi rapidement qu'ils sont absorbés ; en effet, quand on injecte dans la veine d'un animal, une solution de sucre de raisin, forme sous laquelle les hydrates de carbone sont absorbés, la masse injectée apparait presque tout entière et rapidement dans l'urine. Comme le foie, les muscles peuvent transformer les hydrates de carbone en

glycogène; mais la transformation est ici beaucoup plus lente. Aussi, sans l'intervention du foie, les hydrates de carbone absorbés avec les aliments seraient en majeure partie perdus sans aucun profit pour l'organisme.

Déjà à l'œil nu on constate, tant à la surface que sur les coupes du foie, des champs polygonaux juxtaposés, qui correspondent à la section des lobules hépatiques. Chacun de ces acini glandulaires se compose de colonnettes cellulaires présentant entr'elles des communications nombreuses, de capillaires sanguins entourés de leur gaîne lymphatique, et de canalicules biliaires. Les cellules glandulaires séparent partout les canalicules biliaires des capillaires sanguins, et chaque cellule glandulaire, à part les rapports qu'elle affecte avec les autres cellules hépatiques, est contigue à au moins un capillaire sanguin et à un canalicule biliaire. Les canalicules biliaires sont des conduits très étroits dont la paroi n'a pas de structure propre. Les cellules hépatiques sont des éléments polyédriques, relativement volumineux, nucléés, présentant un réticulum protoplasmique, et auxquels on ne peut reconnaître une membrane différenciée; la paroi des canalicules biliaires est considérée comme un produit cuticulaire des cellules avec lesquelles ces canalicules sont en rapport. Dans beaucoup de circonstances, le noyau et le réseau protoplasmipue se trouvent disposés au sein d'une masse fondamentale claire, à laquelle on a donné le nom de paraplasme. Dans ces cas, le noyau est rapproché des capillaires sanguins et il est entouré d'une zone plus épaisse de protoplasme; on distingue, en outre, dans le réseau protoplasmatique, une orientation spéciale : elle s'étend des capillaires sanguins vers les capillaires biliaires. Dans d'autres circonstances, on ne distingue que peu de chose du corps cellulaire proprement dit, ainsi, après une alimentation riche en hydrates de carbone, on peut voir toutes les cellules remplies de granulations de glycogène; quand on enlève celles-ci par un lavage, on aperçoit le noyau occupant le centre de la cellule, tandis que le protoplasme, refoulé à la périphérie, ne se trouve réuni à la couche protoplasmique qui entoure le noyau que par un petit nombre de filaments. Enfin dans d'autres cas, parfois normaux mais surtout pathologiques, le protoplasme des cellules hépatiques est chargé de granulations graisseuses nombreuses.

Les capillaires sanguins de chaque lobule hépatique se réunissent au centre de celui-ci dans la veine dite centrale; les veines centrales se jettent dans les veines hépatiques. Le tissu interlobulaire est riche en tissu conjonctif, qui se trouve en rapport avec la capsule hépatique et au sein duquel se trouvent les ramifications de la veine porte (avant qu'elle fournisse les

capillaires sanguins aux lobules) ainsi que l'origine des canaux excréteurs de la bile. C'est aussi dans ce tissu conjonctif que l'on trouve les ramifications de l'artère hépatique; celle-ci fournit, aux parois des ramifications de la veine-porte et des canaux excréteurs, des capillaires sanguins d'où le sang rendu veineux passe aux capillaires de la veine-porte. Le tissu conjonctif interlobulaire sert encore de soutien à des fibres nerveuses; autrefois on a prétendu que ces fibres étaient directement en rapport avec les cellules hépatiques; mais cette observation n'a pas encore été confirmée par les recherches ultérieures. Enfin, on peut encore trouver des vaisseaux lymphatiques dans le tissu conjonctif situé entre les lobules hépatiques.

Ce qui caractérise la circulation hépatique, c'est que la majeure partie du sang amené au foie par la veine-porte a déjà traversé des capillaires, parmi lesquels il faut remarquer surtout ceux des villosités intestinales et de la rate. A l'intérieur du foie, ce sang parcourt un second système de capillaires, dont les résistances doivent certainement être assez considérables. Comme les veines hépatiques se trouvent enchâssées dans le tissu hépatique, dont l'élasticité est faible, la pression négative existant dans le thorax peut se propager au loin; de sorte que, même dans le cas où ne règne dans la veine-porte qu'une pression légèrement positive, la chute qui existe entre la veine-porte et la veine hépatique serait encore suffisante, et les mouvements respiratoires favoriseraient la circulation dans le foie. La pression et l'intensité du courant sont portées à leur maximum dans la veine-porte lors de la dilatation des vaisseaux intestinaux pendant la digestion. Le sang de l'artère hépatique semble exclusivement destiné à la nutrition du tissu conjonctif interlobulaire et des éléments auxquels ce tissu sert de soutien (vaisseaux sanguins, canaux biliaires, nerfs). Chez le lapin, dont le foie est constitué par divers lobes assez bien isolés, on a lié les vaisseaux se rendant à un de ces lobes; pareille expérience ne peut pas porter sur le foie tout entier, parce que les animaux succombent rapidement à la ligature de la veine-porte : ils perdent, pour ainsi dire, tout leur sang, par suite de son accumulation dans le territoire vasculaire de la veine-porte, territoire qui est assez grand pour contenir toute la masse sanguine. Le lobe hépatique isolé continue, après la ligature du rameau de la veine-porte ou bien après celle du rameau de l'artère hépatique qui s'y rend, à sécréter de la bile; celle-ci conserve sa composition ordinaire, mais sa quantité est fortement diminuée, surtout dans le premier cas. Dans les conditions pathologiques où l'artère hépatique se trouve oblitérée, on ne constate pas un trouble de la sécrétion biliaire, mais bien des altérations

d'ordre nutritif dans les vaisseaux interstitiels. Comme les ramifications de l'artère hépatique et des conduits biliaires sont situées à côté de celles de la veine-porte au sein du tissu hépatique non élastique, il peut arriver que la circulation soit entravée dans la veine-porte, lors de la paralysie de la musculature de l'artère hépatique, ou de la stase de la bile dans les conduits excréteurs de la glande.

La *bile humaine* renferme, comme éléments caractéristiques, les sels biliaires, le glycocholate et le taurocholate de sodium, et le pigment biliaire, la bilirubine. L'acide taurocholique et l'acide glycocholique sont deux acides dits conjugués; ils dérivent tous les deux de l'acide cholalique, formé par la combinaison de C, H et O, mais dont la constitution chimique est encore inconnue. En combinaison avec ces acides, on peut trouver la glycine, appelée aussi glycocolle (acide amidoacétique), ou bien la taurine (acide amidoéthylsulfurique). C'est aux sels des acides biliaires que la bile doit le pouvoir dissolvant considérable qu'elle possède vis-à-vis des savons. Les sels biliaires sont résorbés dans l'intestin, mais sous une autre forme, probablement après que l'acide cholalique, qui s'élimine avec les matières fécales, s'est détaché de leur molécule.

C'est la bilirubine qui donne à la bile sa coloration brune ; bien qu'on n'ait pas encore démontré directement qu'elle dérive de la matière colorante du sang, la chose est cependant fort probable, car ses propriétés cristallographiques et spectroscopiques sont les mêmes que celles de l'hématoïdine, que l'on trouve dans les épanchements sanguins d'ancienne date.

Ni la présence des sels biliaires, ni celle de la bilirubine n'ont pu être démontrées dans le sang normal. Le foie doit être considéré comme l'endroit de formation de ces substances ; en effet, d'une part, l'oblitération pathologique ou expérimentale des canaux excréteurs du foie est suivie de l'apparition du pigment et des sels biliaires dans le sang ; d'autre part, après l'extirpation du foie chez la grenouille, qui survit pendant des semaines à cette opération, on n'observe l'accumulation des éléments constituants de la bile ni dans le sang, ni dans les tissus.

Les organes riches en éléments cellulaires, tels que le foie, la rate, les ganglions lymphatiques, se prêtent à l'isolement de leurs cellules spécifiques à l'état de pureté relative, grâce au râclage, au lavage dans une solution de chlorure sodique à 0,6 % ou à la force centrifuge. On pourrait, il est vrai, contester que les éléments ainsi isolés soient encore vivants ; mais il est indubitable qu'ils peuvent déterminer, au sein des solutions de certaines substances orga-

niques auxquelles on les ajoute, des modifications, variables d'après leur origine, mais qui rappellent les processus accomplis normalement dans les organes dont ils proviennent. C'est ainsi que les cellules de la rate possèdent la propriété de décolorer d'abord les solutions d'hémoglobine, et de leur restituer leur coloration après une action plus prolongée, et on constate, lors de ce processus, que la teneur de la solution en hémoglobine est devenue plus considérable qu'auparavant. Les cellules hépatiques se comportent d'une façon tout à fait différente. En les soumettant à l'action prolongée de la solution de sel marin à 0,6 %, on les prive de leur glycogène, mais elles conservent des sels biliaires et du pigment jaune. L'hémoglobine dissoute dans une solution physiologique et pure de chlorure sodique n'est pas altérée quand on y ajoute des cellules hépatiques qui ont perdu la totalité du glycogène par le lavage; mais la destruction de l'hémoglobine se produit dès qu'on ajoute à la solution 0,6 % de glycogène. Les raies du spectre correspondant à l'hémoglobine disparaissent progressivement, et, au bout de quelques jours, il reste un liquide jaunâtre qui n'exerce plus la moindre action caractéristique sur le spectre solaire. La pâte formée par les cellules hépatiques, jaune au début, devient de plus en plus foncée et prend finalement une coloration rappelant celle du café ; si on examine au microscope les cellules hépatiques isolées, on constate que la matière colorante jaunâtre qui y existait antérieurement se trouve augmentée. La matière colorante en question n'est pas de la bilirubine, mais semble présenter avec cette dernière une étroite parenté chimique.

Quand elle a été détruite par les cellules du foie, l'hémoglobine ne peut plus être régénérée, ni par les cellules de cet organe, ni par l'addition de cellules de la rate. La solution d'hémoglobine, décolorée par les cellules spléniques au premier stade de leur action perd la faculté de reprendre sa coloration primitive si l'on y ajoute des cellules hépatiques. Une solution de sucre de raisin agit dans le même sens qu'une solution de glycogène à même concentration, mais son action est plus énergique. On constate que le sucre de raisin ou le glycogène disparaît de la solution, de même que l'albumine de l'hémoglobine ; mais le résidu que donne la solution après évaporation ne diminue pas.

Parmi les produits de transformation qui doivent s'être formés, les sels biliaires entrent pour une part importante. L'ensemble de la masse des cellules hépatiques et du liquide qu'on y a ajouté renferme, après la destruction de l'hémoglobine, une quantité de sels biliaires beaucoup plus considérable qu'auparavant. Cette augmentation des sels biliaires s'observe également quand on ajoute à la masse des cellules hépatiques, du sérum sanguin dilué,

au lieu d'une solution d'hémoglobine ; mais ici encore la présence du glycogène ou du sucre de raisin est indispensable. Les graisses liquides ou les solutions de savon n'exercent aucune action spéciale.

Si l'on tient compte de ces données — dont celles relatives à la reformation de l'hémoglobine ont cependant été récemment contestées —, on doit considérer comme très probable que les éléments spécifiques de la bile se forment dans les cellules glandulaires du foie vivant, aux dépens des matériaux amenés à cet organe par la veine-porte (d'une part, le sucre de raisin charrié par les veines intestinales, d'autre part, les produits de transformation de l'hémoglobine arrivant par la veine splénique). Une partie des éléments de la bile, fournis par la cellule vivante, n'est pourtant pas liée à la vitalité de la cellule. En effet, l'augmentation des sels biliaires ne s'observe pas seulement sous l'action d'une pâte formée de cellules intactes, mais aussi après que celles-ci ont été détruites intentionnellement par un broyage mécanique ; les débris cellulaires obtenus de cette manière exercent même une action plus énergique que les cellules intactes. Au contraire, d'autres propriétés des éléments cellulaires isolés de la façon indiquée sont plus intimement liées à la conservation de la forme cellulaire. C'est ainsi que les cellules de la rate, après leur destruction, jouissent encore de la propriété de détruire l'hémoglobine, mais ne sont plus aptes à provoquer sa régénération. La pâte cellulaire se distingue, au point de vue de son action, de l'organe dont elle provient, par le fait, que l'étendue de son influence est limitée ; ainsi une quantité déterminée de la pâte formée par des cellules hépatiques isolées ne peut décomposer qu'une quantité limitée d'hémoglobine, pour l'accumuler ensuite au sein de son protaplasme sous forme de pigment jaune.

Le glycogène se trouve en quantité abondante dans le foie après l'usage d'une nourriture riche en hydrates de carbone ; dans certaines circonstances de cette espèce, on peut en trouver jusque 10 % dans l'organe hépatique. Chez l'animal soumis à l'inanition, le glycogène disparaît entièrement du foie, et plus rapidement qu'il ne disparait des muscles ; mais, alors même que les aliments ingérés ne renferment pas d'hydrates de carbone, le glycogène s'accumule en quantité considérable dans le foie, pourvu que l'alimentation soit suffisamment riche en albumine. Il en résulte que les cellules hépatiques jouissent de la propriété de former des hydrates de carbone aux dépens de l'albumine ; on peut en dire autant pour ce qui concerne les graisses. Ces processus s'accompagnent probablement de la production de leucine et de tyrosine, que l'on retrouve dons l'extrait du foie, et, au moins partiellement, de la formation d'urée, qui existe constamment en petite quantité dans le saug.

Nous avons déjà dit que le foie forme, aux dépens du glycogène qu'il renferme, du sucre qu'il abandonne au sang. Dans les circonstances normales, l'intensité de ce processus est proportionnelle à la faculté plus ou moins développée que possèdent les muscles et d'autres éléments tissulaires en travail, de faire entrer le sucre dans de nouvelles combinaisons ; c'est ce qui explique que la quantité de sucre renfermée dans le sang est toujours assez faible et que le sucre n'est éliminé par les urines qu'à l'état de traces à peine perceptibles. Mais dans la maladie remarquable (diabète sucré) dont le symptôme dominant est l'apparition de fortes quantités de sucre dans les urines, d'ailleurs très abondantes, le sang charrie une trop forte quantité de sucre, et cela au détriment d'un grand nombre de tissus. Cet état pathologique peut résulter de ce que l'accumulation des hydrates de carbone fournis par les aliments s'accomplit moins bien que normalement, ou bien de ce que le foie et les autres tissus transforment une trop grande quantité d'albumine en hydrates de carbone, ou bien encore de ce que le sucre est insuffisamment fixé et brûlé par les tissus en fonction.

Si l'on tient compte des processus chimiques nombreux qui s'accomplissent dans le foie et qui s'accompagnent en majeure partie de la formation de substances dont la chaleur de combustion est moindre que celle des composés primitifs, on peut s'attendre à voir se produire dans l'organe hépatique un dégagement de chaleur assez notable. C'est ce que l'expérience confirme : on a toujours constaté que le sang veineux du foie possède une température élevée.

Les données que nous possédons sur l'intensité et la durée de la sécrétion du foie ont pu être recueillies grâce à l'observation de fistules biliaires, produites accidentellement chez l'homme ou établies chez des animaux, surtout chez le chien, dans un but expérimental : on fait une incision à la paroi abdominale, on coud la paroi de la vésicule biliaire aux bords de la plaie, et ensuite on pratique une ouverture correspondante dans les parois de la vésicule. Une canule permet de laisser la bile s'écouler directement au dehors, tandis qu'on peut encore lui faire prendre sa voie naturelle vers le duodénum par le canal cholédoque. Si on permet à la bile de suivre habituellement cette dernière voie, l'état général de l'animal n'est pas influencé d'une manière permanente par l'établissement de la fistule.

La sécrétion biliaire est continue, mais son intensité varie dans des limites très étendues. La quantité produite journellement est très considérable ; en se basant sur l'observation de personnes chez qui la fistule biliaire avait été pratiquée, on peut l'évaluer à plus de 500 grammes en 24 heures. Mais les

expériences instituées chez les animaux ont démontré que la bile est sécrétée en quantité plus abondante si les éléments qui la constituent ou leurs produits de décomposition sont résorbés par la muqueuse intestinale — pour autant qu'ils puissent l'être — que si la bile s'écoule directement au dehors, perdue pour l'organisme. L'ingestion d'aliments favorise doublement la sécrétion biliaire, tout d'abord aussitôt après la pénétration des aliments dans l'estomac, probablement par action réflexe, ensuite, à mesure que la digestion s'accomplit; elle porte une première fois la sécrétion au maximum environ vers la quatrième heure, et une deuxième fois, vers la dixième heure. Pendant le travail de la digestion, en même temps que la sécrétion devient plus active, la teneur en substances solides augmente; après une privation assez prolongée de nourriture, la teneur en substances fixes augmente encore le plus souvent, mais alors l'intensité de la sécrétion se trouve réduite au minimum. On peut en déduire que la sécrétion de l'eau est plus sujette à varier que celle des principes solides. Le genre d'alimentation exerce une influence considérable sur la quantité de bile sécrétée : une alimentation composée d'albumine l'augmente d'une façon très notable, tandis qu'une alimentation composée de graisses n'exerce sur elle aucune influence. Quant au système nerveux, il ne paraît influencer l'activité sécrétoire du foie qu'en modifiant l'état de la circulation dans l'organe. Les nerfs qui se distribuent au foie proviennent, en partie directement du pneumogastrique, en partie du plexus cœliaque. L'excitation et la section de ces nerfs n'ont donné aucun résultat important; au contraire, l'excitation de la moelle épinière ou du nerf splanchnique produit des effets très manifestes : l'accélération, et le ralentissement consécutif de la sécrétion biliaire s'expliquent par le rétrécissement des vaisseaux intestinaux résultant de cette excitation, rétrécissement qui détermine d'abord une accélération du courant sanguin dans la veine-porte, puis un ralentissement.

Si on relie un tube vertical en verre avec les conduits biliaires, on constate que, chez les animaux, la bile y monte en moyenne à une hauteur de 200 millimètres; toujours on a constaté que la pression ainsi mesurée était supérieure à celle mesurée au même moment dans la veine mésentérique supérieure. Donc, pas plus que dans d'autres glandes, la sécrétion de l'eau dans le foie ne saurait être considérée comme résultant mécaniquement de la pression sanguine. L'expérience que nous venons d'indiquer ne donne aucun renseignement précis sur la valeur de la pression que les cellules hépatiques seraient en état de vaincre dans l'acte de la sécrétion. La sécrétion biliaire ne s'arrête pas plus sous l'influence de cette pression que lors de l'oblitération

expérimentale ou pathologique des voies biliaires; seulement, la bile sécrétée dans les lobules hépatiques est résorbée au niveau du tissu interlobulaire, et il résulte l'état désigné sous le nom d'ictère, où l'on observe une coloration jaune qui s'étend à tous les tissus et qui est due au pigment biliaire résorbé.

Chez l'homme et chez les animaux qui possèdent une vésicule biliaire, la bile, sécrétée d'une façon continue, s'accumule dans ce réservoir, pour être, au début de la digestion, déversée dans le duodénum en quantité proportionnelle aux besoins du travail digestif. Dans la vésicule biliaire ainsi que dans les conduits biliaires les plus larges, une certaine partie de l'eau est résorbée, et du mucus se mélange à la bile; ce mucus est fourni par de petites glandes en grappe, entièrement conformées d'après le type des glandes muqueuses.

De tout ce que nous venons de dire, il résulte que la composition de la bile est loin de se trouver constante. Mais pour qu'on puisse au moins s'en faire une idée, nous croyons utile de donner le tableau suivant, obtenu par l'analyse de la bile qui fut retirée de la vésicule biliaire d'un cadavre humain peu de temps après la mort :

Eau	85,92
Sels sodiques d'acides biliaires	9,14
Cholestérine	0,26
Graisse	0,22
Mucus et matière colorante	2,98
Chlorure de sodium	0,20
Phosphates de sodium	0,25
Phosphates terreux	0,28
Sulfate de calcium	0,04
Oxyde ferrique	traces.

Les *reins* sécrètent l'urine, dont l'élimination contribue particulièrement à maintenir la composition normale du sang et des liquides organiques. A ce point de vue, le rein est une glande métakératique; mais il se distingue du foie et des autres glandes appartenant à ce groupe, en ce qu'il n'abandonne au sang aucun des éléments ou des principes qu'il sécrète. Son activité se borne à éliminer de l'organisme certaines substances qui ne pourraient y être retenues qu'au détriment de la santé et qui, après avoir été sécrétées par les reins, n'ont plus aucun rôle à remplir.

La quantité d'urine éliminée par l'homme dans l'espace de 24 heures est, en moyenne, de 1500 grammes dont 60 environ sont constitués par des matières

fixes. Les reins ont donc avant tout pour rôle de régler la quantité d'eau que renferme l'organisme. Avec les aliments et les boissons qu'il ingère, l'organisme absorbe tous les jours une quantité d'eau, variable mais toujours assez considérable, à laquelle vient encore s'ajouter l'eau qui, lors des combustions s'accomplissant dans les tissus, résulte de l'oxydation de l'hydrogène. En effet, l'oxygène absorbé par les poumons et qui n'est pas éliminé par ces organes sous forme d'anhydride carbonique, oxygène que l'on mesure par ce qu'on est convenu d'appeler le quotient respiratoire, quitte l'organisme en majeure partie sous forme d'eau.

Les organes qui sont le plus spécialement chargés de l'élimination de l'eau sont les poumons, les reins et la peau. La quantité d'eau qui s'évapore à la surface des poumons et de la peau augmente avec la température et la sécheresse de l'air ambiant, comme aussi avec l'intensité du travail musculaire ; tandis que l'élimination d'eau par les reins diminue dans les mêmes proportions. Chez l'homme et les mammifères, ainsi que chez les amphibiens non recouverts d'écailles, les reins sont chargés de régler la quantité d'eau renfermée dans l'organisme, de manière à la maintenir normale. Chez les oiseaux et chez les amphibiens à écailles, où la sécrétion rénale, aussitôt après son élimination, se présente comme une masse figée, le mécanisme de cette régulation est différent.

Les substances fixes éliminées par l'urine humaine existent, toutes ou presque toutes, préformées dans le sang ou dans les liquides tissulaires. Donc on ne peut, d'une manière générale, considérer le rein comme un organe spécialement destiné à la formation des éléments constituants de l'urine. Toutefois il est démontré que le tissu rénal vivant possède la propriété de former par synthèse de l'acide hippurique aux dépens de l'acide benzoïque et du glycocolle ; en outre, on n'a aucune raison pour supposer que l'urée ne puisse pas se produire dans le rein, comme produit ultime des échanges organiques des cellules rénales en fonction, aussi bien qu'en tout autre endroit de l'organisme où l'albumine est détruite.

Parmi les éléments constitutifs de l'urine humaine, l'*urée* vient en toute première ligne, tant au point de vue de la quantité que de l'importance physiologique. L'homme élimine de 25 à 35 grammes d'urée en 24 heures. On est actuellement d'accord pour admettre que l'urée constitue un des éléments normaux du sang et des liquides tissulaires; cependant ceux-ci n'en renferment qu'une minime quantité, moins de 1 ‰. Les méthodes de dosage de l'urée sont aujourd'hui assez perfectionnées pour qu'on puisse suivre avec certitude les

variations que subissent même ces quantités très faibles. Or, si les reins constituaient en réalité le lieu de formation de l'urée, on devrait reconnaître une plus forte quantité de cette substance dans le sang après la ligature des uretères, augmentation qui ne pourrait plus se produire après l'extirpation des reins. Les faits démontrent qu'après cette dernière opération, l'accumulation de l'urée dans le sang est aussi considérable, toutes choses égales d'ailleurs, qu'après la ligature des uretères. Le tableau suivant se rapporte à un chien, auquel on avait extirpé les reins; il montre comment la richesse du sang en urée augmente progressivement à partir du moment de l'opération.

	Teneur, en urée, du sang artériel :
Avant la néphrectomie	0,0880 %
3 heures 40 minutes après »	0,0932
21 heures 20 minutes après »	0,2518
27 heures après »	0,2760

Comme l'urine renferme au-delà de 2 % d'urée, bien que celle-ci ne soit pas formée dans le rein en plus forte quantité qu'ailleurs, on doit reconnaître qu'elle s'élimine par cette voie en proportion bien plus considérable que l'eau, et aussi que les autres éléments de l'urine. Il faut donc admettre l'existence de relations spéciales entre l'urée et les cellules glanduleuses du rein.

L'urée est un produit d'oxydation de l'albumine, mais elle ne résulte pas directement de la destruction de cette substance; les produits intermédiaires ne sont pas encore suffisamment connus pour être classés en une série régulière, en sorte que chacun des éléments qui y figurerait serait dérivé du précédent. Néanmoins, on peut les grouper en une série, de façon que la teneur pour cent en azote augmente et celle en carbone et hydrogène diminue, à mesure qu'on s'éloigne de l'albumine. Le terme ultime de cette série de substances, résultant ainsi d'une métamorphose régressive, est l'urée.

D'après sa constitution chimique, l'urée doit être considérée comme une carbamide $\left(Co < \frac{NH_2}{NH_2}\right)$. La précipitation de l'urée au moyen du nitrate de mercure, par suite de la formation d'une combinaison de l'urée avec l'oxyde de mercure et le nitrate de mercure ($2\ CON_2H_4$, $3\ HgO$, HgN_2O_6), est employée depuis longtemps pour l'analyse quantitative de l'urée; mais jusqu'ici on n'a pu, en se basant sur la formule constitutionnelle de ce corps, fournir une explication satisfaisante de son mode de formation.

Les faits les plus importants dont il faut actuellement tenir compte quand on veut se faire une idée de la constitution et du mode de formation de l'urée dans l'organisme sont les suivants.

Si de l'anhydride carbonique et de l'ammoniaque se trouvent en présence, il se produit toujours du carbamate d'ammonium, qui, en absorbant de l'eau, se transforme en carbonate d'ammonium



$$CO_2 + 2\,NH_3 = NH_2 - CO_2 - NH_4 + H_2O = NH_4 - CO_3 - NH_4.$$

Le carbamate d'ammonium s'obtient par l'oxydation de la leucine, du glycocolle et de la tyrosine en solution alcaline.

Lorsqu'on fait passer des courants alternatifs à travers une solution de carbamate d'ammonium, il se forme, bien qu'en faible quantité, de l'urée au sein de la solution; or, dans cette expérience, à chacune des électrodes se succèdent, à court intervalle, des phénomènes d'oxydation et de réduction. On a cru pouvoir conclure que l'urée se forme dans l'organisme par un processus analogue, la molécule de carbamate d'ammonium subissant tour à tour des phénomènes d'oxydation et de réduction.



$$\text{I} \quad \underset{\text{Carbamate d'ammonium}}{NH_2 - CO - O - NH_4} + O = NH_2 - CO - O - NH_2 + H_2O.$$



$$\text{II} \quad NH_2 - CO - O - NH_2 + H_2 = \underset{\text{urée}}{NH_2 - CO - NH_2} + H_2O.$$

Les conditions favorables aux oxydations et aux réductions alternatives, ainsi qu'elles se présentent lors de l'électrolyse par des courants alternatifs, peuvent se rencontrer dans l'organisme. La combustion lente de l'hydrogène, comme elle s'accomplit dans une solution aqueuse à la surface d'une lame de palladium chargée d'hydrogène, donne lieu à un dégagement d'oxygène à l'état d'atomes, qui, à son tour, peut oxyder les corps dissous dans le liquide. De cette manière, d'une part l'hydrogène agit comme substance réductrice, et, d'autre part, en décomposant la molécule d'oxygène, il détermine des phénomènes d'oxydation.

La quantité d'urée éliminée journellement par les urines d'un sujet recevant une alimentation ordinaire dépend avant tout de la quantité d'albumine contenue dans les aliments. En cas de travail musculaire considérable, la teneur en urée ou en autres produits azotés n'augmente notablement que si l'alimentation est insuffisante, à moins que le travail musculaire n'ait été accompagné de dyspnée ayant persisté longtemps. Pendant l'inanition, l'urée continue à s'éliminer par les reins jusqu'à ce que l'animal succombe, se formant alors aux dépens de l'albumine des tissus.

Après l'urée, c'est l'acide urique qui est l'élément principal de l'urine. L'urine humaine n'en renferme jamais de fortes quantités; elle en contient le plus après l'ingestion abondante de viandes, et, même alors, elle n'en renferme

que 0,6 ‰ en moyenne. De même que l'urée, l'acide urique est renfermé normalement dans le sang. La difficulté avec laquelle les urates se dissolvent, présente une importance particulière pour l'organisme. L'urine des oiseaux, comme aussi des amphibiens dont le corps est recouvert d'écailles, forme une véritable masse cristalline constituée par des urates.

Une autre substance que l'on trouve régulièrement dans l'urine, et dont la composition chimique se rapproche beaucoup de celle de l'acide urique, est la xanthine

Acide urique	$C_5H_4N_4O_3$
Xanthine	$C_5H_4N_4O_2$

La xanthine et d'autres corps de la même famille s'obtiennent en quantité assez abondante par la destruction de la nucléine.

La créatinine se rencontre dans l'urine humaine à peu près en mêmes proportions que l'acide urique. Elle semble provenir plutôt des aliments ingérés que de la destruction de l'albumine des tissus. Si l'on ingère une plus forte quantité de créatine et de créatinine, l'élimination de la créatinine devient plus abondante, mais non celle de l'urée.

L'urine doit sa coloration, variant du jaune au jaune rougeâtre, à l'urobiline, que l'on peut obtenir par l'action de l'amalgame de sodium sur la bilirubine ou par l'action combinée de l'étain et de l'acide chlorhydrique sur l'hématine. On peut donc considérer l'urobiline comme dérivant de la matière colorante du sang, par suite de phénomènes de réduction. Il semble même que la réduction de ces substances peut encore se continuer en dehors de l'organisme ; car il arrive qu'à l'analyse spectrale l'urine fraîche ne donne pas la raie caractéristique de l'urobiline, tandis que cette raie apparaît quand on a laissé l'urine séjourner pendant quelque temps à l'air. Certains changements de coloration, notamment l'apparition d'une coloration bleuâtre, qu'on peut observer dans les urines conservées depuis quelque temps, sont dus à la présence dans l'urine de certaines substances dites chromogènes, particulièrement l'indican. L'indican, qui résulte de phénomènes de putréfaction s'accomplissant normalement dans l'intestin, est incolore par lui-même, mais en se décomposant il donne naissance à l'indigo.

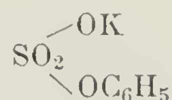
Une autre substance, que l'on trouve régulièrement en petite quantité dans l'urine humaine, mais qui est très abondante dans l'urine des herbivores, est l'acide hippurique, d'importance considérable au point de vue des phénomènes chimiques qui se passent dans l'organisme, spécialement dans les reins. On peut à volonté augmenter l'élimination de l'acide hippurique, aussi bien chez

l'homme et le chien que chez les herbivores, en administrant de l'acide benzoïque. L'acide hippurique se forme par synthèse aux dépens de l'acide benzoïque et du glycocolle (acide amidoacétique), grâce à la perte d'une molécule d'eau : 1 acide benzoïque + 1 acide amidoacétique = 1 acide hippurique + 1 eau. $C_6H_5(COOH) + CH_2(H_2N) - COOH = C_6H_5 - CO(HN)CH_2 - COOH + H_2O$.

Comme on n'a pu réussir à démontrer la présence de l'acide hippurique dans le sang, on a conclu que les reins jouissaient de la propriété de former certains corps par synthèse. En effet, si on excise le rein à un chien et si l'on fait circuler dans les vaisseaux de ce rein du sang oxygéné auquel on a mélangé de l'acide benzoïque et du glycocolle, ou même simplement de l'acide benzoïque, on constate qu'il se produit de l'acide hippurique. La présence d'oxygène est indispensable pour que la synthèse de l'acide hippurique puisse se faire dans les reins. Ce qui le démontre, c'est que si, dans l'expérience que nous venons de signaler, on injecte, en même temps que l'acide benzoïque et le glycocolle, du sang chargé d'oxyde de carbone ou bien du sérum, on observe que dans le premier cas il ne se forme pas d'acide hippurique, et que dans le second cas il s'en produit à peine des traces. Quand on découpe les reins en morceaux, les cellules rénales n'en conservent pas moins la propriété de former de l'acide hippurique, si on les laisse digérer avec du sang renfermant de l'acide benzoïque et du glycocolle, en donnant accès à l'oxygène ; mais quand les cellules rénales sont triturées ou soumises à la congélation, elles perdent entièrement cette propriété. La présence de quantités considérables d'acide hippurique dans l'urine des herbivores s'explique par la richesse de leur alimentation en acides de la série aromatique, dont la constitution se rapproche de celle de l'acide benzoïque. Chez les carnivores, de même que chez les herbivores soumis à l'inanition, l'acide benzoïque doit se former par la décomposition de l'albumine. On peut provoquer la formation de l'acide benzoïque en dehors de l'organisme par oxydation de l'albumine ou de ses produits de putréfaction. Quant au glycocolle, selon toute probabilité il dérive de la décomposition du tissu collagène.

La démonstration de la formation, par synthèse, de l'acide hippurique dans les tissus animaux vivants est importante à un point de vue général. On sait, en effet, que les processus d'oxydation ainsi que les phénomènes de décomposition, s'effectuant grâce à l'aborption d'eau, prédominent dans l'organisme animal et que dans le règne végétal, au contraire, l'énergie chimique s'accumule, grâce aux phénomènes de réduction et aux synthèses. L'attention a été attirée sur une série d'autres processus synthétiques se passant dans l'organisme animal, par la forme sous laquelle une partie des sulfates s'élimine par les

urines. Une partie seulement de l'acide sulfurique contenu dans l'urine est précipitée directement par la baryte, tandis qu'une autre partie ne peut l'être qu'après destruction (par l'acide chlorhydrique) de la combinaison où elle se trouve engagée. Cette dernière partie de l'acide sulfurique, qui est surtout abondamment représentée dans l'urine des herbivores, se trouve combinée à des composés aromatiques, sous forme d'acide sulfurique conjugué ou d'éther sulfonique. On peut citer, comme type principal de ces combinaisons, le phénylsulfonate de potassium :



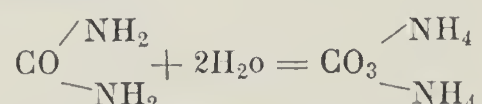
On a démontré la présence du phénol parmi les produits résultant des processus de putréfaction dans l'intestin. L'acide sulfurique de l'urine provient en partie des sulfates ingérés avec les aliments, en partie de la décomposition de l'albumine. Le soufre renfermé dans l'albumine, avant d'être éliminé de l'organisme, est transformé en majeure partie, par oxydation, en acide sulfurique; cependant une petite partie s'élimine également par l'urine et par la salive, sous forme de sulfocyanure de potassium et de sodium.

Les substances inorganiques renfermées dans l'urine sont les mêmes que celles rencontrées en d'autres endroits de l'organisme. Les plus abondamment représentées sont le chlorure de sodium, les sulfates et les phosphates de sodium, de potassium, de calcium et de magnésium; on y trouve aussi en petite quantité, ou même seulement sous forme de traces, l'ammoniaque, le fer, l'acide silicique, les acides nitreux et nitrique, le peroxyde d'hydrogène. Enfin l'urine renferme de fortes quantités d'anhydride carbonique, dissous comme tel, qu'on peut extraire par la pompe (environ 14 % en volume); quant à la quantité d'acide carbonique qu'on peut dégager de l'urine humaine par l'action de l'acide phosphorique, elle est en général peu notable (inférieure à 1 % en volume); mais elle augmente considérablement à la suite de l'ingestion d'abondantes quantités de sels d'acides végétaux, qui apparaissent dans l'urine sous forme de carbonates.

Ici comme pour toutes les solutions renfermant un mélange de différents sels, on ne peut déterminer avec certitude de quelle manière les divers acides et bases se trouvent combinés dans l'urine. Il faut nécessairement admettre la présence du chlorure de sodium dans le produit de la sécrétion urinaire; car toutes les bases autres que la soude, prises ensemble, suffiraient à peine à neutraliser 1/3 de l'acide chlorhydrique qui s'y trouve. La réaction acide que présente normalement l'urine de l'homme et des carnivores est due

uniquement aux phosphates acides de potassium et de sodium. Le chlorure de sodium que renferme l'urine provient des aliments, avec lesquels il est ingéré en quantité considérable. Quand le sel marin n'est plus administré avec les aliments, on le voit disparaître presque complètement de l'urine; il en est de même durant l'inanition. Pendant la digestion, alors que la sécrétion d'acide chlorhydrique dans l'estomac atteint son maximum d'activité, l'urine devient plus pauvre en chlorures, tandis que sa réaction devient moins acide, ou même alcaline. Inversement, l'urine devient plus riche en chlorures quand la sécrétion du suc gastrique est diminuée par l'effet de maladies.

L'urine fraîche de l'homme et des carnivores renferme constamment une petite quantité d'ammoniaque, qui est surtout notable en cas d'alimentation exclusivement animale; en outre, les acides minéraux libres, arrivés dans l'estomac avec les aliments, se combinent à l'ammoniaque et s'éliminent par l'urine. Chez le chien, le chlorhydrate d'ammoniaque passe dans l'urine sans subir de modifications; au contraire, chez l'homme, le chien et le lapin, l'ammoniaque introduite dans l'estomac sous forme de combinaison avec l'acide carbonique ou avec les acides végétaux, est éliminée sous forme d'urée, tandis qu'elle l'est sous forme d'acide urique chez les poules. Quand l'urine subit l'action des micro-organismes renfermés dans l'air, soit après son élimination, soit à l'intérieur même de la vessie comme c'est le cas dans certains états pathologiques, l'urée se transforme en carbonate d'ammoniaque, à la suite d'un processus de fermentation :



$$CO\begin{matrix}\diagup NH_2\\ \diagdown NH_2\end{matrix} + 2H_2o = CO_3\begin{matrix}\diagup NH_4\\ \diagdown NH_4\end{matrix}$$

Le changement de l'odeur aromatique, qui caractérise l'urine fraîche, en une odeur ammoniacale indique que cette transformation s'est accomplie.

Parmi les éléments normaux de l'urine, il faut encore signaler un ferment peptonisant et un ferment saccharifiant, provenant sans doute de la résorption des ferments digestifs. Leur activité est nulle dans l'urine non diluée, à cause de la concentration saline trop forte du milieu; mais, après dilution suffisante, on peut transformer au moyen d'urine l'amidon en sucre, et, après addition d'acide chlohydrique, digérer des flocons de fibrine.

L'urine, au sortir de l'urèthre, est mélangée d'un peu de mucus, qui ne provient pas des reins, mais bien des voies urinaires, auxquelles sont annexées diverses glandes, comme aussi de la vessie.

La présence dans l'urine de quantités notables de sucre ou d'albumine possède une signification pathologique des plus importantes. Il est douteux que

des traces appréciables de ces substances puissent passer dans l'urine, lors d'une alimentation et d'une dépense de forces normales. Mais chez des personnes en santé parfaite, on peut voir apparaître passagèrement du sucre dans l'urine, à la suite d'une alimentation très riche en sucre, et de l'albumine après ingestion de fortes quantités d'albumine crue; l'albumine peut également apparaître dans l'urine après un effort corporel considérable et prolongé. Le sucre ou l'albumine d'œuf, après leur injection dans le sang des animaux, sont rapidement éliminés par l'urine; il n'en est pas de même de l'albumine du sérum.

Le tableau suivant donne la composition quantitative moyenne de l'urine humaine.

	Eliminé en 24 heures.	
Eau	1500	grammes
Urée	25 — 32	»
Acide urique	0,2 — 1	»
Chlorure de sodium	12 — 15	»
Créatinine	1,12	»
Acide sulfocyanhydrique	0,1	»
Acide oxalique jusqu'à	0,02	»
Acide phénique	0,6	»
Acide hippurique	0,1 — 1,0	»
Indican	0.01	»
Fer	0,01	»
Ammoniaque	0,31 — 1,21	»
Acide phosphorique	2	»
Acide sulfurique total	2	»
Potasse	2 — 3	»
Chaux	0,2	»
Magnésie	0,2	»
Anhydride carbonique	14 % en volume	
Poids spécifique moyen	1,020.	

La *substance glandulaire* propre du rein, avec les nombreux vaisseaux et canaux excréteurs de l'organe, se trouve enfermée dans une capsule conjonctive commune, consistante, qui est elle-même entourée le plus souvent d'une abondante couche de graisse. Vers le milieu du bord du rein la capsule se sépare du parenchyme glandulaire, pour se continuer à la surface de l'uretère, canal excréteur de l'urine, qui est muni d'une épaisse couche de fibres musculaires lisses. L'espace compris entre la substance glandulaire du rein

et la capsule, en avant du point où celle-ci se rétrécit pour entourer l'uretère, constitue le bassinet. Chez l'homme, un grand nombre de saillies pyramidales (papilles) constituées par la substance glandulaire, aboutissent au bassinet; elles portent les orifices par lesquels l'urine se déverse dans le réservoir commun. Les vaisseaux et les nerfs qui se rendent aux reins traversent la capsule au niveau du bassinet. A l'intérieur de celui-ci, les vaisseaux se ramifient et pénètrent dans le parenchyme rénal par la base des papilles. Une coupe du rein faite suivant un des rayons montre une différenciation en deux zones : la zone médullaire, claire, dont chaque cône correspond à une papille, et la zone corticale, foncée, présentant une coloration brun rougeâtre. Entre ces deux zones on distingue une couche intermédiaire, où l'on voit alterner des bandes rouges, claires et foncées, disposées suivant les rayons de la glande. Les vaisseaux sanguins, qui pénètrent dans le parenchyme rénal à la périphérie des papilles et s'avancent, en suivant les rayons de la glande, jusqu'à la zone corticale, décrivent à ce niveau une courbe à convexité tournée en dehors; tel est le trajet aussi bien des veines que des artères. Des *arcus arteriosi* ainsi formés se détachent, en rayonnant, un grand nombre de petits rameaux irrégulièrement disposés, qui se dirigent vers la zone médullaire; chacun de ces rameaux se divise bientôt en une touffe de petites artères, les *àrterioli recti;* d'autres rameaux artériels pénètrent dans la zone corticale, en se détachant des *arcus arteriosi* à de courts intervalles régulièrement espacés; ce sont les *arteriae radiatae*, qui portent à leurs extrémités des formations vasculaires, caractéristiques, ne se rencontrant que dans le rein, les pelotons vasculaires de Malpighi (glomérules). Sur le trajet de chaque *arteria radiata* sont disposés un grand nombre de corpuscules de Malpighi, même jusque sous la capsule rénale, de façon que l'ensemble présente assez bien l'aspect d'une grappe de groseilles rouges, dont les différents grains sont aussi disposés sur une tige commune. La petite branche qui relie le corpuscule de Malpighi à l'*arteria radiata* porte le nom de *vas afferens*, et se divise, à la périphérie du peloton, en un assez grand nombre d'anses capillaires. Les capillaires provenant de ces différentes anses se réunissent à l'intérieur du peloton en un vaisseau efférent unique, le *vas efferens*, qui sort du peloton au voisinage du *vas afferens*. La continuité du *vas afferens* avec des anses capullaires centrales a pour effet d'assurer la liberté de la circulation suivant la direction normale du courant sanguin ; en effet, la pression plus forte qui règne dans le *vas afferens* détermine, dans une certaine mesure, la distension des capillaires périphériques, et ainsi se trouve maintenu libre l'espace réservé au *vas efferens*

et aux anses capillaires qui l'entourent. Si le courant se dirigeait en sens opposé, les anses périphériques pourraient être facilement refoulées contre la capsule entourant le glomérule, et leur lumière serait effacée. L'expérience démontre d'ailleurs qu'en faisant pénétrer les liquides d'injection dans l'artère, on parvient facilement à leur faire traverser le peloton, à les faire passer de là dans les capillaires qui l'enveloppent, et même à les pousser encore plus loin, tandis que l'injection faite dans la veine se trouve arrêtée dans le peloton. Les *vasa efferentia* qui sont en général plus étroits que les *vasa afferentia* possèdent une structure identique à celle des veinules; mais au lieu de se réunir pour former des veines plus volumineuses, ils se résolvent une seconde fois en réseaux capillaires.

Le territoire correspondant à chaque *arteria radiata* et aux pelotons vasculaires qu'elle porte présente, sous le miscroscope, l'aspect de tubes glandulaires très sinueux s'entrelaçant mutuellement. Ces labyrinthes rénaux se réunissent à la périphérie de l'organe et forment à ce niveau, sous la capsule, une couche continue. Entre ces labyrinthes rénaux correspondant à chacune des *arteriae rectae*, de même que dans la zone médullaire et dans la zone intermédiaire, le miscroscope montre des canalicules glandulaires disposés régulièrement suivant les rayons de la glande; les parties de la zone corticale qui présentent ainsi la structure de la zone médullaire portent le nom de rayons médullaires. Les capillaires résultant de la division des *vasa efferentia* entourent les canalicules contournés d'un réseau vasculaire serré, tandis que le réseau qui enveloppe les canalicules rectilignes des rayons médullaires est plus lâche; un certain nombre de ces capillaires se réunissent pour former les veines de la capsule, où ils présentent des figures étoilées caractéristiques, les *stellulae Verheyenii*, tandis que d'autres vont constituer les *venae radiatae*, accompagnent les *arteriae radiatae*.

Les *vasa efferentia* ne prennent pas uniquement leur origine dans le système capillaire du labyrinthe rénal; mais ils reçoivent aussi le sang qui n'a pas traversé le peloton vasculaire et qui provient en partie des rameaux sous-capsulaires des *arteriae radiatae*, en partie des artères de la capsule rénale. Les *vasa efferentia* des pelotons les plus rapprochés de la zone intermédiaire pénètrent en partie dans cette zone et vont y constituer des faisceaux vasculaires analogues à ceux formés par les *arteriolae rectae (arteriolae rectae spuriae)*; ces faisceaux vasculaires, ainsi que les capillaires provenant des *arteriolae rectae*, entourent les canalicules glandulaires des zones corticale et médullaire d'un réseau à larges mailles. Le sang de ces capillaires se rassemble dans des

veines qui, à l'instar des *arteriolae rectae*, forment des faisceaux dans la zone intermédiaire. C'est la disposition en groupes de ces faisceaux vasculaires qui donne à la zone intermédiaire l'aspect strié que nous avons signalé. Les faisceaux vasculaires veineux déversent leur sang dans les *arcus venosi*, qui accompagnent les *arcus arteriosi*. Il importe de remarquer qu'à partir des *arcus arteriosi* le courant sanguin se partage dans les reins entre deux voies collatérales, dont l'une, constituée par les *arteriae rectae*, amène le sang plus rapidement aux veines et aux capillaires que l'autre, celle-ci constituée par les *arteirae radiatae* et les glomérules de Malpighi. Il n'est pas impossible que des rétrécissements et des dilatations de la première de ces deux voies, produits sous l'influence du système nerveux central, exercent une action régulatrice sur le courant sanguin dans la seconde voie. Chez la grenouille, le sang n'arrive pas seulement au rein par les artères rénales, mais aussi par une veine, la *vena renalis advehens* ou veine-porte rénale. Chez elle aussi, les glomérules du rein sont en rapport avec les ramifications des artères rénales ; mais les capillaires qui les enveloppent reçoivent aussi du sang de la *vena renalis advehens*.

La partie du parenchyme rénal, dont la structure semble plus particulièrement en rapport avec une fonction spéciale, est constituée par le glomérule rénal. En effet, les canalicules contournés sont tapissés par un épithélium bien développé et présentant des caractères spéciaux ; ce sont eux aussi qui portent les glomérules vasculaires constituant les éléments caractéristiques du rein. Les canalicules contournés, *tubuli contorti*, sont des tubes relativement larges dont le diamètre est d'environ 50 μ ; leur épithélium, très développé, est appliqué contre une *membrana propria* mince et rend étroite la lumière du canalicule. A moins d'un traitement particulier, on peut à peine distinguer les limites des cellules dont cet épithélium est composé, et les noyaux eux-mêmes ne se distinguent qu'imparfaitement de la masse trouble au sein de laquelle ils sont situés. L'aspect trouble a été imputé à la différenciation d'une partie du corps cellulaire existant déjà chez l'animal vivant, et donnant lieu à la formation de petits bâtonnets ; cette première formation est surtout prononcée dans la partie des cellules épithéliales appliquées contre la membrane basale ; mais elle s'observe aussi latéralement par rapport aux noyaux et s'étend jusque près de la lumière du canalicule. Au voisinage du noyau et dans la partie de la cellule qui limite la lumière, on rencontre des parties protoplasmiques qui n'ont pas subi cette différenciation en bâtonnets ; du côté de la lumière glandulaire, la cellule épithéliale présente une couche cuticulaire plus ou moins prononcée d'après l'espèce animale.

Chaque glomérule vasculaire se trouve en rapport intime avec un canalicule contourné, par l'intermédiaire de la capsule de Müller ou de Bowman. Pour se faire une idée exacte de ce rapport, il faut se représenter le *tubulus contortus* comme se terminant par un cul-de-sac d'un diamètre plus grand que celui du reste du canalicule et ayant à peu près le double de la longueur du glomérule; celui-ci se trouve enveloppé par le cul-de-sac de telle manière que, d'un côté, les anses vasculaires qui le constituent sont directement tapissées par la paroi du sac, et que, d'un autre côté, les vaisseaux afférent et efférent émergent librement de ce sac. Avant de former la capsule de Müller ou de Bowman, le *tubulus contortus* présente un rétrécissement, en même temps que la hauteur des cellules épithéliales diminue. L'épithélium se continue alors, sous forme de cellules plates, sur la paroi externe de la capsule constituée par une membrane assez solide, et va ainsi envelopper les différentes anses capillaires du glomérule d'une couche continue. Chez l'homme, la partie rétrécie du canalicule contourné, auquel fait suite la capsule, est courte et porte le nom de col; chez les reptiles, les amphibiens et les poissons, cette partie, au contraire, occupe une certaine étendue et elle est tapissée de petites cellules munies de cils très longs.

Si l'on pouvait poursuivre un *tubulus contortus* à partir du col de la capsule, on verrait qu'après avoir décrit un certain nombre de circonvolutions, il finit par se diriger vers la zone intermédiaire et, qu'au moment d'y pénétrer, il perd beaucoup de son diamètre en même temps que la hauteur des cellules épithéliales diminue. Le canalicule ainsi transformé ne va pas encore aboutir à un orifice d'excrétion au niveau de la papille, mais il retourne dans la zone corticale en décrivant une courbe d'un petit rayon, après avoir parfois pénétré plus profondément dans la zone médullaire; puis il remonte de nouveau jusque dans le labyrinthe rénal, où son trajet redevient ondulé. Ce dernier segment du canalicule se distingue fort peu des autres *tubuli contorti*, tant au point de vue de ses dimensions que des caractères de ses cellules épithéliales. La partie du canalicule rénal comprise entre les deux segments contournés a reçu le nom de anse de Henle. Au moment où le canalicule urinifère quitte le labyrinthe pour la seconde fois, il se jette dans un rayon médullaire et se dirige alors vers la papille, en suivant la direction du rayon de la glande. Arrivé à ce niveau, il se réunit à d'autres canalicules, de manière à constituer les petits conduits excréteurs qui viennent se terminer en petit nombre à la surface des papilles. Il ne faut attacher aucune importance physiologique spéciale aux caractères un peu différents que présente l'épithélium dans certaines parties des anses de Henle, dans la partie rectiligne des canalicules

urinifères et dans les petits conduits excréteurs. Dans la partie rectiligne des canalicules, la lumière glandulaire est en général plus large que la hauteur du revêtement épithélial.

Le tissu interstitiel rénal présente son plus grand développement au niveau de la zone médullaire, notamment au niveau des papilles, tandis que, dans la région du labyrinthe, il n'est que faiblement développé. De la capsule rénale se détachent des prolongements formés par du tissu conjonctif qui pénètrent dans la zone corticale et contractent des rapports avec les capsules de Müller ou de Bowman. Celles-ci sont entourées normalement d'une mince couche de tissu conjonctif, qui peut, en certains cas pathologiques, se transformer en une épaisse gaîne fibreuse. Entre les canalicules contournés, le tissu conjonctif est réduit à un certain nombre de petites cellules fusiformes, situées dans l'espace compris entre la *tunica propria* du canalicule et les capillaires sanguins; cet espace fait partie du système lymphatique, et les canalicules lymphatiques qui y prennent leur origine quittent le rein, en partie au niveau du hile, en partie en traversant la capsule. La présence de lymphe entre les éléments épithéliaux spécifiques du rein et le sang constitue un fait démontré; au contraire, cet espace lymphatique fait défaut au niveau des corpuscules de Malpighi, où le revêtement épithélial se trouve directement appliqué contre les cellules endothéliales des capillaires sanguins. Là où le tissu conjonctif du rein est fortement développé, on a pu démontrer la présence de fibres musculaires lisses. Quant aux nerfs, qui pénètrent dans le rein, en majeure partie au niveau du hile, mais peuvent également traverser la capsule, ils accompagnent les vaisseaux dans leur trajet; il n'est pas démontré qu'ils soient en rapport avec les éléments glandulaires spécifiques.

L'intensité de la sécrétion urinaire est très sujette à varier. Si l'on veut instituer des mensurations exactes il faut introduire des canules dans les uretères mêmes des animaux. En effet, d'une part la vessie ne se vide jamais à mesure que l'urine y est déversée par les uretères, et, d'autre part, il n'est pas possible de vider artificiellement la vessie d'une manière suffisamment complète. Les expériences instituées ainsi ont été en partie confirmées par des observations faites sur des personnes atteintes d'exstrophie vésicale, chez lesquelles on peut facilement recueillir l'urine, grâce à l'introduction de canules dans les uretères au point où ceux-ci aboutissent à la vessie. Il suffit simplement d'introduire dans les uretères de petits tubes en verre, si l'on se propose de mesurer l'intensité de la sécrétion en ne modifiant pas l'écoulement de l'urine. Mais si l'on veut déterminer la pression du liquide sécrété, on doit jeter une ligature

sur les tubes en verre dans les uretères. Il faut absolument renoncer à instituer de pareilles expériences chez l'homme, à cause de l'influence nuisible qu'exerce la stase urinaire sur le parenchyme rénal. La vitesse avec laquelle on voit s'écouler les gouttelettes d'urine des canules fixées dans les uretères, est en général très variable des deux côtés ; elle est plus grande tantôt à droite, tantôt à gauche. Ce fait tend à démontrer que la sécrétion urinaire n'est pas seulement soumise à l'influence de conditions générales, mais aussi de conditions spéciales pouvant exister dans chaque rein à un moment donné.

Tous les moyens que nous avons à notre disposition pour modifier l'intensité de la sécrétion urinaire agissent grâce à l'intervention de deux facteurs : l'intensité du courant sanguin et la composition du sang. L'influence du premier facteur est démontrée par le fait qu'en cas de composition normale du sang, la sécrétion urinaire ne peut se faire que si la pression sanguine, mesurée dans la carotide, atteint une certaine valeur. La section de la moelle cervicale détermine chez les animaux une diminution considérable de la pression sanguine ; si, à la suite de cette opération, la pression sanguine descend à environ 40 millimètres de mercure, la sécrétion urinaire cesse. En tétanisant le segment distal de la moelle, on peut déterminer de nouveau une augmentation notable de pression dans la carotide, la rendre même plus considérable qu'auparavant ; malgré cela, la sécrétion urinaire ne recommence pas d'emblée. C'est que l'augmentation de la pression sanguine produite dans cette expérience dépend, dans le cas présent, d'une contraction énergique des vaisseaux périphériques à laquelle les vaisseaux du rein prennent également part. Si alors on sectionne les nerfs qui se rendent à l'un des reins, ce qui soustrait cet organe à l'influence de l'excitation de la moelle cervicale, on voit se produire une sécrétion urinaire abondante dans le rein en question, du moment qu'on détermine une augmentation de pression en tétanisant le segment distal de la moelle cervicale ; quant au rein dont les nerfs sont restés intacts, la sécrétion y reste abolie. On peut obtenir une diminution de pression moins considérable par l'excitation du nerf vague ou comme effet d'une saignée abondante : dans les deux cas, on observe une diminution de sécrétion proportionnelle à la diminution de pression sanguine ainsi produite. On constate l'effet inverse quand on augmente la pression dans l'aorte, en liant un assez grand nombre d'artères, ou bien en provoquant la dyspnée. Chez l'homme on voit survenir une augmentation de la sécrétion urinaire consécutivement au refroidissement de la surface du corps, et une diminution dans le cas contraire ; ce qu'on explique par le rétrécissement vasculaire considérable qui résulte du refroidissement de la peau et par l'augmentation de la pression

sanguine qui en résulte. La diminution de la sécrétion urinaire qui s'observe à la suite de l'échauffement de la surface cutanée s'explique d'une manière analogue.

En supposant que la pression dans l'aorte reste constante, la pression et l'intensité du courant dans les capillaires rénaux doivent augmenter ou diminuer suivant que la lumière des artères rénales deviendra plus large ou plus étroite. C'est ainsi que la sécrétion urinaire diminue quand on excite les nerfs rénaux au niveau du hile, ou bien encore le nerf splanchnique ; on obtient le même résultat en rétrécissant fortement la lumière des artères rénales au moyen d'une pince. La section des nerfs rénaux ne produit pas seulement ses effets dans les conditions spéciales qui viennent d'être mentionnées, mais encore en toute autre circonstance elle a pour résultat d'augmenter la sécrétion urinaire. Lors du rétrécissement des veines rénales, la pression doit également grandir dans les capillaires sanguins du rein ; seulement, cette augmentation de la pression sanguine ne va pas de pair, comme celle qu'on observe lors de dilatation des artères rénales, avec une augmentation de l'intensité du courant ; elle s'accompagne, au contraire, d'une diminution du courant. La sécrétion urinaire s'affaiblit lors du rétrécissement des veines rénales ; si l'on interrompt entièrement le passage du courant sanguin dans les artères ou les veines rénales, on voit dans les deux cas la sécrétion s'arrêter. Si l'on efface pendant quelque temps la lumière de l'artère rénale, et si l'on rétablit ensuite librement le courant sanguin, on reproduit rapidement une pression et une intensité de courant considérables dans les capillaires ; malgré cela, la sécrétion urinaire ne se rétablit que lentement. Exceptionnellement on a pu observer chez les mammifères la continuation de la sécrétion urinaire, alors que la lumière de l'artère rénale était complètement oblitérée ; il faut admettre que dans ce cas l'apport de sang avait continué par des vaisseaux provenant de la capsule.

Quand on relie directement l'uretère à un manomètre à mercure, on voit que le niveau monte assez rapidement au début, plus lentement dans la suite, de façon à atteindre au maximum 60 millimètres de mercure. Si on laisse écouler l'urine en lui opposant un léger obstacle, on constate que les gouttes s'échappent d'autant plus lentement que la résistance opposée par l'obstacle se rapproche davantage de la pression que nous avons indiquée.

La composition du sang exerce une influence sur l'intensité de la sécrétion urinaire, en tant qu'elle varie au point de vue de la teneur en eau et en substances dites *diurétiques*. Après l'ingestion de fortes quantités d'eau, la

sécrétion urinaire atteint son maximum au bout de deux à trois heures, pour cesser au bout de cinq à six heures ; passé ce temps, d'après les circonstances, toute l'eau ingérée en excès est éliminée par les reins et par l'évaporation pulmonaire ou cutanée. Ici, comme toujours, la sécrétion rénale et l'évaporation par la peau se compensent. Chez les animaux soumis à l'inanition absolue, on voit, il est vrai, la quantité d'urine diminuer très rapidement pendant les premiers jours ; puis elle reste constante pendant un temps assez long et, aux approches de la mort, on la voit de nouveau diminuer. Dans ce cas, où toute ingestion d'eau cesse, l'eau nécessaire à la sécrétion de l'urine ne saurait être fournie au sang que par les tissus, ou bien elle doit être produite dans l'organisme même. Quand le sang s'épaissit, par exemple, au stade algide du choléra, la sécrétion urinaire s'arrête, Si on injecte une solution de sel marin à 1 % dans les veines d'un lapin, l'animal élimine, sans que la pression sanguine soit notablement augmentée, de très fortes quantités d'urine, jusque 250 c.c. par heure, dont la composition qualitative est normale. Si on essaie d'augmenter la concentration du sang en injectant dans une veine des solutions concentrées de sel marin, de sucre ou d'urée, le sang absorbe aussitôt l'eau des tissus, et il en résulte une sécrétion urinaire plus abondante. La plus active des substances diurétiques est l'urée ; si on introduit dans le sang une quantité d'urée insuffisante pour augmenter la concentration du sang, on obtient une sécrétion exagérée d'urine.

Pour édifier une théorie de la sécrétion urinaire, il faut avoir présentes à l'esprit, outre les faits que nous venons de signaler, deux considérations : chez l'homme et chez les carnivores, l'urine possède une réaction acide, contrairement à la plupart des autres sécrétions ; en outre, elle renferme, à côté d'éléments contenus dans le sang, des substances qui, comme l'acide hippurique, ne se trouvent en aucun autre endroit du corps. Cela prouve que le rein est le siége de processus chimiques s'accomplissant dans les cellules glandulaires spécifiques, et qu'il faut considérer comme trop exclusive l'opinion des auteurs qui regardent la sécrétion urinaire comme un simple phénomène de filtration et d'osmose. Cette opinion a été, en effet, exprimée, et, comme plusieurs détails de la structure des reins semblent parler en sa faveur, elle a pendant longtemps été généralement acceptée.

L'idée de considérer les glomérules vasculaires comme des appareils de filtration est assez séduisante. En effet, il doit régner une haute pression dans les capillaires qui forment le glomérule de Malpighi, la pression dans la cavité de la capsule est faible, enfin la membrane qui sépare les deux milieux est

mince et possède une surface étendue. Ce qui fait considérer la pression à l'intérieur de la capsule comme étant faible, c'est le peu de résistance que doit rencontrer l'urine qui coule très lentement dans les canalicules urinifères. Pour juger de la grandeur de la pression dans les capillaires, il faut tenir compte de ce que le *vas afferens* est une petite *artère*, que le vas *vas efferens* est plus étroit que le *vas afferens*, et qu'entre ces artères et le système veineux se trouve intercalé un second système de capillaires. Il faut que la résistance totale entre les glomérules et les veines rénales soit beaucoup plus considérable que la résistance totale existant entre l'artère rénale et les glomérules ; par conséquent la pression sanguine dans les capillaires du glomérule se rapprochera plus de la pression qui existe dans l'artère que de celle régnant dans la veine. C'est en tenant compte de ce fait, comme aussi de la relation qui existe entre la sécrétion urinaire et la pression dans l'aorte, et enfin de la largeur des artères rénales, que l'on en est venu à admettre la filtration d'un liquide à travers la paroi des capillaires du glomérule et son passage dans la capsule de Müller ou de Bowman; la composition de ce liquide ne dépendrait que de la composition du sang et du plus ou moins de diffusibilité des éléments sanguins. D'après cela, le liquide de filtration ne renfermerait aucun élément figuré, pas d'albumine ou tout au plus des traces, mais beaucoup d'eau et la même quantité de corps cristallisables que le sérum sanguin. Ce liquide pourrait aussi avoir une réaction acide ; car on a démontré que quand un liquide à réaction alcaline renfermant en solution un mélange de phosphates alcalins mono- et bibasiques, filtre à travers une membrane animale non vivante, le filtrat possède une réaction acide par suite de la prédominance des phosphates alcalins monobasiques. Ce qui distinguerait donc l'urine du filtrat qu'on devrait s'attendre à trouver dans la capsule de Müller ou de Bowman, c'est uniquement une concentration plus grande, et, pour l'expliquer, on admettait qu'une partie de l'eau était résorbée pendant le passage du filtrat à travers les canalicules contournés. Ces canalicules sont de tous côtés entourés par les capillaires sanguins, dont le sang a été transformé au niveau des glomérules en une solution concentrée d'albumine ; ce serait l'albumine de ce sang qui déterminerait des phénomènes d'osmose et attirerait l'eau des canalicules urinifères.

Un argument réel qu'on peut invoquer en faveur de cette théorie est le rapport existant entre la sécrétion de l'urine et la pression dans l'aorte, comme aussi le calibre des artères rénales : en même temps que ces deux facteurs augmentent ou diminuent, la pression sanguine doit devenir plus grande ou plus faible dans les capillaires du glomérule vasculaire. Seulement, ce n'est

pas la pression seule qui subit l'influence de ce double facteur, mais aussi l'intensité du courant. D'autre part, la pression augmente par le rétrécissement des veines rénales, et cette augmentation marche de pair avec une diminution de l'intensité du courant et avec une diminution de la sécrétion urinaire. Ce fait semble démontrer que la sécrétion de l'urine dépend à un plus haut degré de l'intensité du courant sanguin dans les capillaires du glomérule que de la pression. Toutefois cette conclusion n'est pas absolument rigoureuse, parce que l'oblitération des veines rénales a pour effet l'accumulation du sang dans les reins ; par conséquent, l'arrêt de la sécrétion urinaire pourrait n'être qu'apparente et provenir d'une compression des canaux collecteurs de l'urine par les vaisseaux dilatés. Les conditions physiques semblent d'ailleurs favorables à une pareille compression, par suite de la situation des canalicules urinifères et des vaisseaux sanguins dans une coque conjonctive commune peu élastique, et par suite de l'existence d'une capsule relativement solide entourant le rein. En se plaçant au même point de vue, on peut aussi se rendre compte de l'influence qu'exercerait un obstacle apporté à l'excrétion de l'urine par l'uretère : ici l'effet serait inverse, car il en résulterait une compression des vaisseaux sanguins par les canalicules urinifères distendus. Cette influence réciproque des deux systèmes de canaux serait surtout prononcée au niveau de la zone intermédiaire, où les faisceaux de canaux sanguins alternent avec les faisceaux de canalicules urinifères.

Ce qui parle contre l'action prédominante de la pression sanguine sur la sécrétion urinaire, encore plus que les suites de l'oblitération des veines rénales, c'est le fait, déjà signalé, qu'après une interruption momentanée du courant sanguin dans l'artère rénale, la sécrétion de l'urine ne se rétablit pas aussitôt qu'on lève l'obstacle. En effet, il est probable que dans cette expérience la pression sanguine dans les capillaires du glomérule remonte rapidement à sa hauteur primitive ; et comme malgré cela il s'écoule un certain temps avant que la sécrétion recommence, il faut conclure que dans le phénomène de la sécrétion interviennent des cellules qui au retour de la circulation ne se rétablissent que lentement des suites de la stase à laquelle elles ont été soumises.

Le sang qui circule dans les capillaires est partout séparé de l'intérieur de la capsule de Müller ou de Bowman par les cellules de la paroi des capillaires et par celles de l'épithélium du glomérule. On admet généralement que, sous l'influence de la pression, non seulement l'eau renfermée dans le sang peut traverser la paroi des capillaires, mais encore l'albumine avec elle. Quant à l'épithélium du glomé-

rule, on croit qu'il peut s'opposer à la filtration, et on base cette opinion sur la manière de se comporter de la membrane cornéenne de Descemet. C'est en effet une chose très remarquable, que, malgré la haute pression à laquelle est soumise l'humeur aqueuse, la cornée ne soit pas distendue par elle, mais que cette distension se produit du moment où l'épithélium de la membrane de Descemet est altéré. On a déterminé expérimentalement aussi la résistance qu'oppose à la filtration, la cornée tapissée de la membrane de Descemet intacte, et l'on a trouvée très considérable, même quand les cellules de cette membrane étaient dans un état d'asphyxie analogue à celui des cellules épithéliales du glomérule pendant ou immédiatement après l'oblitération de l'artère rénale. Quand le revêtement épithélial a été détaché de la cornée, celle-ci se comporte, en ce qui concerne les phénomènes de filtration, comme les autres membranes animales après la mort.

Parce qu'on attribue à l'épithélium du glomérule une résistance considérable à la simple filtration sous l'influence de la pression, il n'en résulte pas qu'il faille lui méconnaître une grande aptitude aux phénomènes d'osmose. Il semble, en effet, que ce soit une propriété générale du protoplasme vivant, de modifier rapidement son aptitude à absorber de l'eau et de l'approprier aux processus chimiques normaux qui se passent dans son intérieur. De pareilles modifications seraient surtout déterminées par la teneur du liquide, baignant les éléments cellulaires, en ces mêmes substances qu'ils tiennent dissoutes dans l'eau. Certaines conditions de concentration, appelées isotoniques, laissent intactes les cellules d'une espèce déterminée, et il n'y aurait rien d'étonnant à ce qu'une couche de pareilles cellules empêchât le passage du liquide, même dans les cas où existerait une différence considérable entre la pression exercée sur chacune des deux faces de cette couche cellulaire.

Quand des cellules vivantes se trouvent entourées de tous côtés par un liquide non isotonique, l'absorption et l'élimination de l'eau et des substances qu'elle tient en solution se produisent jusqu'à ce que survienne un nouvel état d'équilibre. Au cours de ces modifications la cellule peut, d'après les circonstances, mourir ou rester en vie, et subir ultérieurement de nouvelles altérations en rapport avec la composition du liquide qui la baigne. On ne saurait encore déterminer actuellement comment les choses se passeraient dans le cas particulier où un côté seulement de la membrane cellulaire serait baigné par un liquide non isotonique ; mais on peut se représenter qu'en vertu d'une orientation étendue dans la composition chimique de la cellule, d'un côté il y aurait absorption de l'eau et des substances qui y sont dissoutes, et que, d'un autre côté, ces mêmes substances abandonneraient la cellule.

Pour s'exprimer brièvement, on pourrait dire que les liquides excitent la sécrétion de la couche cellulaire d'une manière différente suivant leur nature et leur concentration. Au sein d'un liquide stagnant, l'excitation sécrétoire doit diminuer progressivement par suite de la sécrétion même ; ce qui explique que la sécrétion urinaire peut être augmentée par le passage d'un courant sanguin rapide à travers les vaisseaux du glomérule.

Il est incontestable que l'eau et les sels passent du sang dans les canalicules urinifères au niveau des glomérules de Malpighi. Quant aux autres éléments, particulièrement aux éléments spécifiques, il est démontré que l'épithélium des canalicules contournés intervient dans leur sécrétion. Chez les oiseaux et les reptiles, il se produit déjà, dans les conditions normales, des dépôts d'acide urique dans les capsules, et, après la ligature des uretères, on trouve aussi ces dépôts en grande abondance dans l'épithélium des canalicules contournés. Les cellules épithéliales en question semblent même se détruire par cette élimination d'acide urique, car on en retrouve des débris dans l'urine, sous forme de masses visqueuses albumineuses, étirées en filaments ; l'urine ne renferme d'ailleurs que fort peu d'eau, ce qui est en rapport avec la petitesse remarquable de la capsule chez ces animaux. Dans les reins des mammifères, même quand l'acide urique est éliminé en quantité relativement abondante, on ne trouve jamais d'urates dans les capsules de Müller, ou de Bowman mais seulement dans les canalicules urinifères. Aussi est-il probable que les cellules épithéliales des canalicules contournés s'emparent de l'acide urique que la lymphe renferme à l'état de très forte dilution, et qu'elles l'abandonnent ensuite au produit de sécrétion venant des glomérules de Malpighi, lors de son passage par le canalicule. Aussi longtemps que les alcalis et les sels alcalins n'arrivent pas, par la voie des glomérules, en quantité suffisante pour transformer tout l'acide urique en sel neutre, la réaction du liquide de sécrétion reste acide, parce qu'il se forme, à côté des urates acides, des phosphates acides des mêmes bases.

Comme l'urée se dérobe absolument à la vue dans les voies où elle est sécrétée, on se trouve réduit à formuler ici des conclusions par analogie. On se base notamment sur les résultats obtenus au moyen de certaines matières colorantes. Le sulfate indigo-sodique se dissout dans l'eau en lui communiquant une coloration bleue ; l'alcool concentré et les sels de calcium le précipitent de cette solution. On peut injecter des quantités considérables de cette solution aqueuse dans les veines d'un animal sans déterminer la moindre action nuisible, et l'on constate que la matière colorante est rapidement éliminée par l'urine.

Pour s'assurer de la voie que prend la substance colorante lors de son élimination par le rein, on sacrifie l'animal un certain temps après l'injection, on enlève aussitôt le rein, et on injecte rapidement, par l'artère, de l'alcool concentré : on fixe ainsi la matière colorante aux endroits mêmes où elle se trouvait au moment de la mort, et on empèche toute diffusion ultérieure.

Or si on injecte une petite quantité de ce sel dans la veine jugulaire d'un lapin, peu de temps après avoir déterminé une diminution de pression par la section de la moelle cervicale, on constate que l'épithélium des canalicules contournés présente déjà une coloration bleuâtre au bout de quelques minutes. Ceux-ci ont donc enlevé le pigment à la lymphe qui les baigne, bien que la quantité de substance colorante renfermée dans cette dernière soit tellement minime que la lymphe paraît incolore. Au bout d'une heure les cellules épithéliales ont perdu leur coloration, et l'on trouve le sel bleu précipité par l'alcool, sous forme de petites granulations ou de petits cristaux, à l'intérieur des canalicules contournés, ce qui démontre que l'épithélium a abandonné le sel qu'il avait absorbé. Ce phénomène ne paraît pas s'accompagner d'une sécrétion notable d'eau ; car, non seulement la vessie est vide, mais même la zone médullaire du rein ne présente pas trace de coloration. Après l'injection de quantités plus considérables de matière colorante, les cellules épithéliales des canalicules sécrétoires en paraissent plus fortement chargées ; leurs noyaux sont encore plus colorés que le corps cellulaire ; il arrive même que le protoplasme, ayant déjà abandonné le pigment, paraît incolore, alors que les noyaux ont encore conservé leur coloration ; dans ce cas, les capsules de Müller ou de Bowman sont également dépourvues de matière colorante.

Si l'injection de cette substance colorante a été faite à un animal dont la sécrétion n'avait pas été arrêtée par section de la moelle cervicale, on constate encore la présence de la matière colorante dans les canalicules urinifères droits, ainsi que dans les canaux collecteurs de la zone médullaire, mais seulement dans la lumière de ces différents canaux ; l'épithélium n'est coloré qu'au niveau des canalicules contournés, et toujours les capsules de Müller ou de Bowman restent incolores. Il faut conclure que la matière colorante, sécrétée par les cellules épithéliales des canalicules contournés, a été entraînée par l'eau excrétée au niveau des capsules de Müller jusque dans les canalicules droits et les canaux collecteurs.

De même que le sulfate indigo-sodique, l'urée est probablement enlevée à la lymphe, qui la renferme à l'état très dilué, par l'épithélium sécrétoire des canalicules contournés, pour être ensuite abandonnée par cet épithélium à

l'eau de l'urine, lors de son passage à travers le canalicule. Des expériences instituées chez la grenouille ont rendu probable ce fait, que l'épithélium des canalicules contournés participe plus directement à la sécrétion que les capsules de Müller ou de Bowman. Chez ces animaux, comme nous l'avons déjà fait observer, on parvient à supprimer le courant sanguin dans les glomérules vasculaires, grâce à la ligature de l'artère rénale, tandis que la circulation sanguine est maintenue dans les capillaires fournis par la *vena renalis advehens* qui baignent les canalicules contournés. L'injection d'une solution d'urée dans le sang, chez la grenouille, détermine une augmentation de la sécrétion urinaire, même après la ligature de l'artère rénale. Il en résulte que, non seulement l'urée est sécrétée par l'épithélium des canalicules contournés, mais même que ceux-ci peuvent aussi éliminer de l'eau.

Interprétons encore les résultats de l'expérience suivante, instituée chez le lapin. Quand on injecte de l'urée dans le sang de cet animal après avoir supprimé la fonction urinaire par la section de la moelle cervicale, on peut voir la sécrétion se rétablir; toutefois cette expérience n'est pas décisive, parce que l'injection d'urée relève en même temps la pression sanguine abaissée, et que, par conséquent, la circulation devient plus active dans le glomérule. Ajoutons néanmoins que cette expérience donne le même résultat chez les lapins soumis à l'action du chloral; or, chez ceux-ci l'augmentation de la pression ne se produit pas, et l'on n'a plus aucun motif pour supposer que la sécrétion se soit rétablie dans les capsules de Müller ou de Bowman ; il est, au contraire, bien plus probable que simultanément survient une sécrétion d'urée et d'eau par l'action des cellules épithéliales des canalicules contournés.

Quant à l'acide hippurique et aux autres substances non préformées dans le sang, il n'est aucun motif pour supposer que leur élimination se fasse par les glomérules; il est bien plus probable qu'elles sont sécrétées par l'épithélium vraiment spécifique des canalicules contournés et qu'elles sont ensuite abandonnées à l'urine lors de son passage par les canalicules.

Lorsque, dans les circonstances qui viennent d'être relevées, on voit apparaître l'albumine ou le sucre dans les urines, on doit admettre que ces substances sont éliminées par les glomérules ; en effet, après la ligature des artères rénales chez la grenouille, on ne constate plus leur présence dans l'urine, même quand on les injecte en quantité suffisante pour déterminer dans les circonstances ordinaires l'albuminurie ou la glycosurie. Il est également probable que l'albumine du sérum contenue dans certaines urines pathologiques quitte le rein au niveau des glomérules, et qu'au contraire, les

matières colorantes du sang et de la bile, quand elles apparaissent dans l'urine traversent l'épithélium des canalicules contournés.

L'influence la plus évidente du système nerveux sur la sécrétion urinaire s'observe à la suite de la piqûre dite de *Claude Bernard*. Cette piqûre se fait sur la ligne médiane du plancher du quatrième ventricule, entre le tubercule acoustique et le calamus; elle a pour résultat une excrétion abondante d'urine, accompagnée ou non d'élimination de sucre. On ne sait pas encore par quel mécanisme la piqûre de Claude Bernard détermine cet effet. Quant à l'influence des nerfs sur la sécrétion urinaire, on doit avouer que jusqu'ici on n'a pas démontré que les nerfs puissent exercer une action directe sur les éléments glandulaires, et que même pareille action n'est pas probable; tous les phénomènes qu'on observe après l'excitation ou la section des nerfs du rein peuvent s'interpréter par l'action vaso-constrictive ou vaso-dilatatrice qui en résulte.

Parmi les médicaments diurétiques, quelques-uns, la digitale par exemple, exercent leur action en déterminant une augmentation de la pression sanguine; pour d'autres, tels que la caféine, l'injection faite dans des reins extraits du corps immédiatement après la mort semble démontrer qu'ils exercent une action directe sur l'activité spécifique des éléments glandulaires.

Au moment où l'urine, sous l'influence de la pression du liquide sécrété, quitte le bassinet pour pénétrer dans l'uretère, elle est dirigée rapidement vers la vessie, grâce aux mouvements péristaltiques de l'uretère. Elle s'accumule dans la vessie, jusqu'au moment où la paroi de ce réservoir subit une certaine distension et détermine ainsi une sensation spéciale, qui aboutit à l'excrétion volontaire de l'urine par l'urèthre.

Chez l'homme, toute la surface cutanée, plus spécialement en certaines régions, jouit de la propriété d'éliminer de l'eau à l'état de vapeur ou sous forme de gouttelettes liquides; dans ce dernier cas on dit que la peau transpire. La sécrétion de *sueur* est favorisée par une température élevée, par les efforts musculaires, par l'absorption de fortes quantités d'eau et par le séjour dans une atmosphère fortement chargée de vapeurs d'eau. Les régions cutanées où la transpiration est la plus abondante sont le creux axillaire, la plante des pieds, la paume des mains et la peau du visage. C'est aussi à ce niveau, comme l'examen microscopique le démontre, que les glandes pelotonnées, auxquelles la sécrétion sudoripare est attribuée, sont le mieux développées, tant au point de vue de leur nombre que de leurs dimensions. Chacune de ces glandes sudoripares est constituée par un canalicule enroulé sous forme de peloton; le cana-

licule traverse le derme en ligne droite, tandis que dans son trajet à travers l'épiderme, il affecte une forme en tire-bouchon ; il se termine librement à la surface de l'épiderme par un orifice que l'on distingue à l'œil nu au niveau de la paume des mains. Quand la transpiration est réduite à son minimum, on peut apercevoir le liquide dans chacun de ces orifices glandulaires, grâce à la réflexion de la lumière ; si la transpiration s'accentue, on voit perler de petites gouttes, qui, en confluant, recouvrent la peau d'une couche liquide capillaire. Enfin, quand la sécrétion devient encore plus abondante, on voit la sueur découler goutte à goutte. En plaçant, dans une atmosphère saturée de vapeur d'eau, un homme en pleine transpiration, sur une gouttière métallique, d'où la sueur pouvait découler, on a recueilli 2000 centimètres cubes de sueur dans l'espace de 1 $^1/_2$ heure. Le liquide ainsi recueilli ne renferme que $^1/_2$ % de matières solides, dont la moitié est constituée par le chlorure de sodium ; on y trouve aussi de faibles quantités d'urée et de graisse. La réaction alcaline ou acide de la sueur semble dépendre de l'état dans lequel se trouvent les graisses qu'elle renferme ; quand la sueur a stagné, il se développe d'habitude des acides gras libres ; mais si l'on a nettoyé soigneusement la région, au moyen d'alcool et d'éther à réaction neutre, on trouve toujours que la sueur présente un réaction alcaline au moment où elle vient perler à l'orifice externe du canal excréteur.

Par un temps chaud et très sec, la sécrétion des glandes sudoripares ne s'accompagne pas de transpiration, parce que l'eau s'évapore à l'orifice excréteur au fur et à mesure qu'elle est éliminée : ce mode d'élimination d'eau par la peau constitue la *perspiratio insensibilis*. La perte d'eau et de chaleur résultant ainsi de l'évaporation d'eau peut être considérable. La perte de chaleur par suite de l'évaporation devient plus considérable quand la sueur recouvre la surface cutanée en couche capillaire, mais n'est pas augmentée quand la sueur s'écoule par gouttes ; donc, en cas de transpiration intense, c'est la perte d'eau qui constitue le fait prédominant. C'est ce dernier facteur qui seul entre en ligne de compte, lors du séjour prolongé dans un bain chaud, pendant lequel se produit une abondante élimination d'eau par la peau. En général, la transpiration s'accompagne de rougeur et de chaleur cutanées ; cependant, dans certaines circonstances, la peau peut être froide et pâle, en dépit de la sueur qui la couvre. On peut conclure qu'une circulation active de la peau favorise la transpiration, mais qu'elle ne constitue pas une condition indispensable à sa production.

Comme la faculté de transpirer est loin d'être universellement répandue chez

les animaux qui se prêtent le plus facilement aux expériences, on a tardé assez longtemps avant de pouvoir déterminer exactement quels sont les divers facteurs intervenant dans la sécrétion sudorale. A ce point de vue, les observations faites sur la plante de la patte, chez le chat, ont donné les meilleurs résultats. Ces animaux conviennent le mieux à de pareilles expériences quand ils n'ont pas encore atteint toute leur croissance et qu'ils sont pigmentés; il faut cependant qu'ils soient âgés d'au moins quelques semaines. Dans ce cas, par l'excitation du sciatique, on peut faire perler la sueur au niveau de la plante des pattes postérieures, pourvu encore que la température de l'air ambiant ne soit pas trop basse. Chez les chats dont le nerf sciatique est intact, on détermine aussi la transpiration quand on soumet l'animal à l'action de la chaleur ou quand on le rend dyspnéique. Cette expérience réussit encore après la section de la moelle cervicale, mais n'est plus suivie de résultat quand le nerf sciatique est coupé; il faut donc admettre que le sang surchauffé ou dyspnéique excite dans la moelle épinière certains centres et détermine ainsi la sécrétion sudorale. Les mêmes effets s'observent avec certaines substances médicamenteuses quand elles sont introduites dans le sang, notamment avec la strychnine, la picrotoxine, le camphre et l'acétate d'ammonium. D'autres corps déterminent encore la transpiration après la section des nerfs périphériques, notamment la pilocarpine et la muscarine, ainsi que la nicotine et la physostigmine, mais ceux-ci à un moindre degré. Néanmoins les substances que nous venons de citer ont une action plus prononcée quand les rapports nerveux sont conservés dans toute leur intégrité. L'atropine arrête la transpiration jusqu'au moment où elle est éliminée de l'organisme.

On peut admettre, comme règle générale, que les nerfs sudoraux se joignent aux gros troncs nerveux pour arriver à la périphérie. Chez le chat, ce trajet est fourni par le nerf sciatique pour les pattes postérieures, et par le plexus brachial pour les pattes antérieures. Chez le cheval où la transpiration s'effectue par toute la surface cutanée et chez le porc, qui transpire au niveau du groin, les nerfs sudoraux destinés à la tête accompagnent les branches du trijumeau. Entre la moelle épinière et ces troncs nerveux, les nerfs sudoraux, si pas tous, du moins en majeure partie, passent par le cordon du sympathique.

Parmi les diverses expériences qui ont établi ce fait, nous signalerons la suivante : Si chez un petit chat, on détruit la partie de la moelle épinière située en dessous de la dernière vertèbre dorsale, on réussit encore à provoquer la transpiration au niveau des pattes postérieures par la dyspnée; mais

si l'on sectionne en même temps le cordon abdominal du sympathique, la dyspnée ne produit plus d'effet sur la sécrétion sudorale.

Les expériences instituées sur les animaux semblent démontrer aussi que l'activité de la circulation cutanée favorise la transpiration, probablement à cause de l'apport considérable d'oxygène, d'eau et de chaleur ; seulement, l'accélération de la circulation ne s'accompagne pas nécessairement d'une augmentation de transpiration. Ainsi chez le chat l'excitation du sciatique peut déterminer, d'une part, la pâleur et l'abaissement de température au niveau de la plante des pattes, et, d'autre part, la sécrétion sudorale. Même sur une patte fraîchement amputée, on réussit parfois à faire perler la sueur par excitation du sciatique. Quant au point de savoir si les nerfs sudoraux exercent une action directe sur les cellules glandulaires, il ne faut pas perdre de vue que l'on a pu poursuivre les fibres nerveuses jusque dans le voisinage immédiat des pelotons glandulaires, mais qu'on n'est point parvenu à démontrer l'existence de rapports directs entre ces fibres et les cellules glandulaires, et que d'ailleurs il existe dans le voisinage des pelotons des fibres musculaires lisses qui pourraient bien être innervées par ces fibres nerveuses. C'est un fait démontré depuis longtemps et vérifié à diverses reprises que, chez le cheval, la section du sympathique cervical détermine une transpiration profuse, se prolongeant pendant plusieurs jours et restant toujours limitée au même côté de la tête. De ce fait on a voulu conclure, mais sans preuves décisives, à l'existence de fibres sudorales inhibitrices dans le sympathique. L'augmentation de la sécrétion persiste seulement aussi longtemps que dure la dilatation vasculaire qui constitue le premier effet de la section du sympathique ; au bout de quelques jours, en même temps que la dilatation vasculaire disparaît, la transpiration cesse. Comme nous savons que l'excitation des branches du trijumeau détermine, chez le cheval, la transpiration au niveau de la face, nous devons nous attendre à constater une transpiration plus abondante lorsque, l'excitation par cette voie nerveuse restant normale, des conditions favorisant la sécrétion sudorale surviennent brusquement.

Chez l'homme on a observé aussi, comme symptôme d'une paralysie du sympathique cervical, une augmentation de la transpiration, suivie de sécheresse de la peau.

Quant on transpire abondamment dans un air agité, on s'aperçoit que le visage se couvre de petits grains ayant un goût salé.

Le cheval transpire plus que l'homme en cas d'efforts musculaires exagérés. Ce qui est remarquable chez cet animal, c'est que la sueur forme une écume,

et qu'en s'évaporant elle ne laisse pas de petits grains, mais de petites membranes. Ce curieux phénomène est dû à ce que la sueur du cheval renferme des quantités assez notables d'albumine; actuellement il est impossible de préciser la signification de cette élimination d'albumine pour l'échange nutritif.

CHAPITRE X.

ALIMENTS ET ALIMENTATION.

Abstraction faite de quelques exceptions rares, telles qu'elles se présentent pendant la vie latente d'animaux inférieurs et dans certains états pathologiques d'animaux supérieurs, l'organisme normal est le siége de réactions chimiques nombreuses, qui s'accompagnent d'une transformation d'énergie potentielle en énergie actuelle. Des molécules compliquées du protoplasme vivant se désagrègent et forment des combinaisons plus simples et plus stables tandis que de l'électricité, de la chaleur et du travail deviennent libres : il existe ainsi dans l'organisme une désassimilation avec élimination continue des produits désassimilés. Comme l'organisme animal n'est pas en état de transformer de l'énergie cinétique en énergie potentielle chimique et de l'emmagasiner sous cette forme, ni de transformer les combinaisons simples et stables en combinaisons compliquées et instables, il y a pour lui nécessité absolue, s'il veut conserver l'équilibre dynamique de son énergie potentielle, de remplacer et d'assimiler cette dernière par des aliments qualitativement et quantitativement appropriés. Parmi les substances principales qui lui amènent cette énergie potentielle en question, citons les substances azotées, les graisses et les hydrates de carbone, qui, avec le concours de substances inorganiques (eau et sels), permettent à l'organisme animal de conserver son état matériel, de le développer et de le varier. Par conséquent, les éléments chimiques des aliments organiques, C, H, N, S, P, (il faut excepter peut-être le fer) ne peuvent être utilisés comme tels pour l'assimilation; il en est de même des composés simples, organiques ou inorganiques de ces éléments.

A la surface de notre globe, à l'époque actuelle comme jadis, c'est la fonction des plantes de réunir par synthèse les corps simples en des composés chimiques tels qu'ils soient utilisables par l'organisme animal et humain. La chlorophylle emprunte aux rayons solaires l'énergie nécessaire pour décomposer l'acide

carbonique, en mettant en liberté de l'oxygène, et le tranformer, à l'aide de l'eau, en hydrates de carbone et en graisses. Le protoplasme végétal prend, en outre, dans le sein de la terre, des composés azotés inorganiques et les transforme par synthèse en substances azotées. Les substances végétales ainsi formées servent, en partie, directement à notre alimentation; en partie, elles y contribuent indirectement, en ce que les tissus animaux dont nous faisons notre nourriture sont emprnutés surtout aux herbivores. Ceux-ci ont une alimentation composée exclusivement par des tissus végétaux dont ils transforment une partie des hydrates de carbone en graisses et dont ils utilisent les corps azotés pour former des substances albuminoïdes animales.

Le corps humain renferme environ 60 % d'eau dont la plus grande partie appartient aux liquides du corps, mais dont le reste se trouve dans les éléments tissulaires et dans leurs molécules compliquées. L'organisme perd en vingt-quatre heures par la sécrétion urinaire, la transpiration cutanée, l'évaporation pulmonaire et les matières alvines, environ deux litres et demi d'eau : d'autre part, la combustion des matières albuminoïdes, des graisses et des hydrates de carbone, qui s'effectue journellement dans l'organisme, ne fournit au maximum que trois à quatre cents grammes d'eau; donc, il faut, pour que le contenu en eau reste le même, qu'une quantité correspondante de ce liquide soit absorbée. C'est ce qui se fait en partie par l'ingestion d'eau ordinaire empruntée aux sources naturelles ou artificielles. L'eau potable doit renfermer de l'oxygène, de l'acide carbonique et des sels. L'eau bouillie est inutilisable par suite du manque de gaz, et l'eau de pluie par suite de l'absence de sels; l'eau distillée est même très nuisible. L'eau doit renfermer le moins possible soit des substances organiques comme telles, soit des micro-organismes vivants, pathogènes ou non. En filtrant par les couches terrestres, l'eau se charge naturellement de sels, en même temps qu'elle se débarasse des micro-organismes qu'elle a entraînés de la surface. L'eau est ingérée en outre sous forme de diverses boissons artificielles telles que la bière, le vin, les infusions de café, de thé et autres; à cela s'ajoute encore la quantité notable d'eau qui est contenue abondamment dans les autres aliments que nous prenons, tels que le lait, les fruits, le pain, les pommes de terre, la viande et autres aliments.

La richesse de tous les tissus et de tous les liquides organiques en substances minérales, ainsi que l'élimination des sels correspondants qui s'effectue continuellement, démontrent à nouveau que l'absorption des sels inorganiques est nécessaire pour entretenir l'état normal de la nutrition. Le chlorure de sodium est éliminé journellement jusqu'à la quantité de quinze grammes;

il faut donc que cette perte soit compensée par du chlorure de sodium qui se trouve naturellement dans quelques aliments ou bien qu'on leur ajoute. Les autres sels, tels que les bicarbonates alcalins, les phosphates terreux et le fer, se trouvent normalement en quantité suffisante dans les boissons et les aliments que l'organisme absorbe.

Parmi les hydrates de carbone qui sont importants comme substances nutritives se trouvent l'amidon et le sucre empruntés à diverses plantes. Les grains d'amidon qui forment la grande partie des céréales et des pommes de terre, se composent de granulose, d'érythogranulose et de cellulose. Entre les différentes espèces de sucre, c'est le sucre de canne qui occupe le premier rang; on le retire artificiellement de diverses plantes et il est ajouté à d'autres aliments pour augmenter leur saveur; il préexiste aussi dans un grand nombre d'aliments. Le sucre de lait ou lactose est propre au lait et joue un rôle très important dans la nutrition du nouveau-né. Le sucre de raisin est renfermé dans les fruits doux, dans le miel et dans les boissons fermentées; on le rencontre également dans quelques tissus animaux tels que le foie et le sang. Parmi les hydrates de carbone, citons encore l'inuline, le glycogène, la cellulose des membranes végétales et les différentes espèces de gommes, etc., qui ne jouent qu'un rôle accessoire dans la nutrition. Les graisses, composées surtout d'un mélange de stéararate, de palmitate et d'oléate de glycérine, sont empruntées en partie aux plantes (huile d'olives, huile d'amandes), mais surtout aux animaux (saindoux ou axonge, beurre). Les quantités d'albumine nécessaires à l'organisme animal dérivent des plantes comme glutine ou légumine, et d'autres animaux sous la forme des diverses substances protéiques. Les substances protéiques animales les plus importantes sont la myosine, la caséine, l'albumine du sérum et des œufs, la fibrine du sang, l'hémoglobine. Les substances collagènes ne peuvent comme aliments que remplacer, tout au plus en partie, les corps albuminoïdes. Un grand nombre d'autres substances qui ne sont pas nécessaires à la nutrition mais utiles à la digestion et à l'alimentation, sont très fréquemment ingérées avec les substances nécessaires; citons ici les acides gras, l'alcool, les essences, les alcaloïdes, etc..

Il ressort de ce qui précède que les diverses substances alimentaires ne sont ingérées isolément que par exception; elles sont mêlées en proportions variables dans les divers aliments. Comme l'organisme humain adulte et normal détruit journellement, en moyenne, 120 grammes de substances albuminoïdes, 80 grammes de graisse, 400 grammes d'hydrate de carbone, 25 grammes de sels et deux litres et demi d'eau, une alimentation normale exige que la

quantité correspondante de substances nutritives soit absorbée sous forme d'aliments. Les aliments sont ces diverses boissons et ces différents mets que l'on prépare des manières les plus variables, à l'aide de l'eau, de la chaleur et en y ajoutant des condiments et des épices, afin de les rendre plus agréables au goût et plus digestibles. Comme tels aliments — la viande et les œufs — renferment l'albumine en plus grande quantité, tandis que d'autres — comme les pommes de terres et le pain — renferment surtout de l'hydrate de carbone, tels autres, surtout de la graisse, des sels ou de l'eau, une alimentation normale exige qu'on prend les aliments en telle proportion que chaque substance alimentaire s'y trouve en quantité suffisante et qu'aucune d'elle n'y soit en excès. Les substances alimentaires azotées nécessaires sont aux substances alimentaires non azotées environ dans le rapport de 1 à 4 ; le tableau de la page 526 qui donne la composition de divers aliments permet donc en même temps de formuler les combinaisons nécessaires à la nutrition normale.

L'incitation à prendre des aliments provient des sensations que nous appelons la faim et la soif, comme aussi du souvenir des sensations agréables provoquées antérieurement par certains aliments ou boissons. La soif est sentie sur les muqueuses buccale et pharyngienne où elle se marque par une sensation de sécheresse. Elle peut avoir une cause locale et survenir dans le cas où une évaporation excessive de liquide se fait sur ces muqueuses, ainsi qu'il arrive quand on parle, quand on chante ou quand on respire dans un air chaud. Une cause plus profonde de la sensation de soif se trouve dans la perte d'eau que subit l'organisme en totalité par la surface cutanée, les poumons et les appareils sécréteurs. Pourquoi cette déperdition, qui peut provoquer des sensations générales très douloureuses, est-elle appréciée d'abord sur les muqueuses pharyngienne et buccale? — C'est peu connu, et nous ne savons pas davantage par quelle voie est transmise cette sensation locale ou la sensation générale. Quoique la sensation de faim soit moins bien localisée, elle est généralement placée dans la région stomacale : au début, elle est de nature agréable et constitue l'appétit; mais si elle n'est pas satisfaite, elle se transforme peu à peu en des sensations douloureuses localisées dans la région stomacale, et en des sensations générales très pénibles. Il n'est pas encore démontré que la sensation de faim éprouvée dans la région épigastrique soit due à des excitations périphériques affectant la muqueuse stomacale; chez les animaux, la section des rameaux gastriques du nerf vague ou des nerfs sympathiques qui se rendent à l'estomac n'a pas eu d'influence sur l'ingestion des aliments.

Les aliments sont pris à l'état liquide ou solide. Le liquide arrive dans la

COMPOSITION DE QUELQUES ALIMENTS (d'après Fick).

Aliments d'origine animale.

Explication des signes.

Eau. Matières albuminoïdes. Graisse. Hydrates de carbone. Sels.

Viande de bœuf. 72 21 5 2

Viande maigre de porc. 72 20 7 1

Volaille. 76 21 1 1

Poisson. 79 20

Œuf de poule. 75 12 12 1

Lait de femme. 88 2 4 5,8 0,2

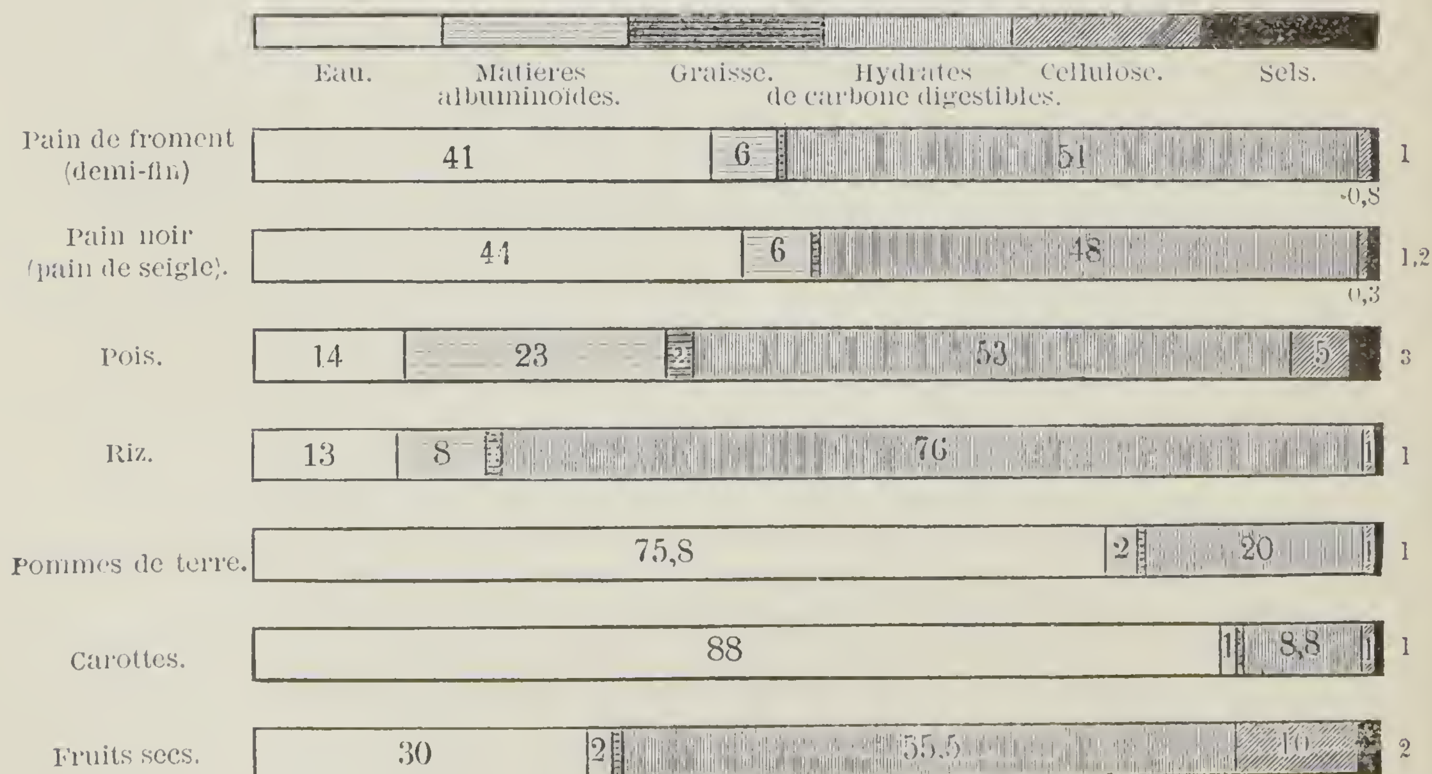
Lait de vache. 87,3 3 4 5 0,7

Beurre. 14 1 1 1

Fromage demi-gras. 43 28 23 2 4

Aliments d'origine végétale.

Explication des signes.



cavité buccale, tantôt par succion, pendant laquelle la cavité buccale est fermée en arrière par le voile palatin, tandis que la rétraction de la langue, accompagnée fréquemment d'un abaissement du plancher de la bouche, détermine un vide ; tantôt par aspiration, le voile palatin fermant le pharynx du côté des cavités nasales et la dilatation du thorax provoquant une pression négative ; tantôt par déversement, le liquide, obéissant aux lois de la pesanteur, s'écoule dans la cavité buccale. Le liquide arrivé dans la bouche n'y subit généralement, de la part de la salive qui s'ajoute à lui, que des modifications chimiques ou physiques insignifiantes ; il excite les nerfs gustatifs agréablement ou désagréablement, puis il est poussé dans le pharynx par la contraction de l'orbiculaire labial, des buccinateurs et des muscles linguaux ; ces derniers en se contractant déterminent une voûssure qui progresse de la pointe de la langue vers sa base. Un mouvement subit de la base de la langue, dirigé en arrière et en haut, projette ensuite le liquide dans l'œsophage. Des contractions péristaltiques de l'œsophage, ainsi que la pesanteur, contribuent à faire progresser le liquide vers l'estomac.

Les aliments mous et les aliments solides — dans les cas où ces derniers sont déjà réduits en petites masses — sont saisis par les lèvres et la langue ; si des morceaux volumineux sont présentés, les dents incisives et canines entrent en activité et servent à diviser ou à déchirer. Les dents molaires divisent, écrasent et mâchent les parties alimentaires solides. A cet effet la contraction des masséters, des muscles temporaux et ptérygoïdiens internes pressent la mâchoire inférieure contre la supérieure, puis leur relâchement permet à la mâchoire inférieure de s'abaisser sous l'influence de son poids et de la contraction des muscles génio-hyoïdiens, mylo-hyoïdiens et du ventre antérieur des digastriques. Pendant ce temps des mouvements appropriés des joues, des lèvres et de la langue, assurés par l'action des buccinateurs, de l'orbiculaire labial et des muscles linguaux, ramènent les aliments entre les dents molaires, puis les élévateurs de la mâchoire inférieure entrent de nouveau en activité. Les ptérygoïdiens externes peuvent, en se contractant alternativement, déterminer des mouvements latéraux de la mâchoire inférieure et leur activité symétrique projette la mâchoire en avant ; ils peuvent de la sorte ajouter, comme secours de la pression qui découpe les matériaux, une action de moudre.

La sécrétion de la salive est augmentée par l'excitation des nerfs gustatifs et les mouvements de mastication ; cette salive s'ajoute à l'aliment qu'elle pénètre intimement pendant la mastication. L'eau de la salive agit comme

dissolvant sur les substances qui sont solubles en elle ; les sels alcalins renfermés dans la salive établissent généralement une réaction alcaline, à la faveur de laquelle la ptyaline exerce son action diastasique sur l'amidon et le glycogène et commence, par une hydratation, leur transformation en dextrine soluble et en glucose. La mucine de la salive fait que les particules alimentaires s'accollent et rend ainsi possible la formation du bol qui reçoit une lubréfaction convenable. Dès qu'apparaît la sensation d'une mastication suffisante, opération si importante pour la digestion et pour l'imbibition salivaire, la mâchoire inférieure se fixe, la langue réunit l'aliment sur sa face supérieure, se bombe de la pointe vers la base contre la voûte palatine et pousse le bol à travers l'arc palatin, entre les amygdales, dans la partie supérieure du pharynx. L'excitation mécanique provoquée par le bol détermine aussitôt une série de processus réflexes. La contraction des muscles palato-pharyngiens, stylo-pharyngiens, constricteurs pharyngiens et hyoïdiens supérieurs élève le pharynx à la rencontre du bol. En même temps la cavité pharyngo-nasale se ferme du côté de la bouche par la tension horizontale du voile palatin, des piliers postérieurs et de la partie supérieure de la paroi pharyngienne postérieure. La présence de substances solides ou liquides dans la cavité pharyngienne, où les voies digestives et pulmonaires s'entrecroisent, serait très dangereuse si un mécanisme d'origine réflexe ne fermait aussitôt la voie vers le thorax. Cette fermeture s'effectue par la contraction des muscles mylo-génio-hyoïdiens et digastriques qui portent le larynx en haut et en avant et le pressent contre la langue, en sorte que le bol au passage renverse l'épiglotte ; en outre, les cartilages aryténoïdes et les cordes vocales se serrent fortement les uns contre les autres et établissent la fermeture hermétique de la glotte. Pendant que la cavité nasale et le larynx sont ainsi fermés et que le dos de la langue reste encore appliqué contre le palais, les constricteurs pharyngiens entrent en activité et poussent le bol vers la seule voie qui lui est offerte, c'est-à-dire dans l'œsophage. Une onde péristaltique de l'œsophage fait descendre ensuite le bol et l'introduit à travers le cardia dans l'estomac. Les mouvements de déglutition qui se déroulent dans la cavité buccale sont seuls soumis à la volonté ; les autres actes de la déglutition sont provoqués, par l'excitation mécanique des terminaisons du trijumeau et du nerf vague, d'une manière réflexe et avec une succession bien coordonnée. La vitesse avec laquelle le bol est poussé vers l'estomac dépend de son volume et de sa consistance ; les liquides peuvent être projetés dans l'estomac au bout d'un dixième de seconde sans le concours du pharynx et de l'œsophage ; les bols plus consistants et plus volumineux exigent plus de temps.

Quand on boit, il est rare qu'on ne déglutisse qu'une fois; généralement on exécute une série de déglutitions se succédant à des intervalles rapprochés. La contraction péristaltique de l'œsophage n'intervient dans une telle série que lors de la dernière déglutition; les mouvements préparatoires, qui se font dans la bouche pour chaque déglutition, arrêtent l'onde péristaltique qui était sur le point de se produire. Dans ce processus remarquable d'inhibition, c'est surtout le glosso-pharyngien qui intervient comme nerf centripète.

CHAPITRE XI.

DIGESTION.

Outre la division mécanique, les aliments subissent sur leur trajet jusqu'à l'estomac une transformation chimique pour une partie de leurs hydrates de carbone; d'après la durée de la mastication et de la déglutition, comme aussi d'après la quantité de ptyaline fourme, la quantité de glucose formée est plus ou moins grande. Comme cet enzyme n'est actif que dans un milieu alcalin, la transformation de l'amidon s'arrête bientôt dans l'estomac, pour recommencer plus tard dans le duodénum sons l'influence de la ptyaline pancréatique.

L'excitation des nerfs gustatifs et olfactifs, provoquée par les aliments et les boissons, leur simple aspect même, fait commencer, par mécanisme réflexe à travers le système nerveux central, la sécrétion du suc gastrique. L'excitation exercée par les ingesta sur la muqueuse de l'estomac lui-même détermine ou augmente aussi la sécrétion de la pepsine et de l'acide chlorhydrique. Le contenu stomacal devient acide, au moins dans ces couches périphériques, et la digestion salivaire se trouve arrêtée pour faire place à la digestion gastrique; on peut résumer celle-ci en disant que la pepsine, avec le concours d'un acide—normalement l'acide chlorhydrique — transforme en peptone la plus grande partie des diverses substances albuminoïdes insolubles ou coagulables, et cela en les faisant passer par un certain nombre de stades intermédiaires. Les peptones dissoutes et incoagulables, qui sont en même temps diffusibles, sont absorbées en partie par la muqueuse stomacale; le reste est déversé dans le duodénum avec les aliments qui, ayant subi la digestion gastrique, forment le chyme. L'estomac dont la muqueuse est plissée à l'état de vacuité et qui se réduit ainsi aux moindres dimensions possibles, se dilate proportionnellement au volume des aliments

introduits, et il exécute en même temps une légère rotation en avant autour de sa petite courbure. La circulation y devient plus active, de sorte que la muqueuse, qui était pâle jusqu'à ce moment, devient rouge et se gonfle. Les parois stomacales commencent bientôt à glisser lentement en divers sens, c'est-à-dire à exécuter les mouvements de frottement et de rotation, qui contribuent à imbiber de suc gastrique le contenu ; environ une demi-heure après la pénétration des aliments dans l'estomac débutent les ondes de contraction qui progressent avec lenteur du cardia vers le pylore; ces mouvements péristaltiques, qui se produisent par intervalles, poussent vers le pylore les parties qui ont subi la digestion. Le pylore lui-même s'ouvre par un mécanisme réflexe encore indéterminé, et le chyme peut se déverser dans le duodénum. Les substances solubles dans l'eau et les substances rendues solubles par l'acide chlorhydrique se dissolvent pendant leur séjour dans l'estomac. Ces solutions de sels, de glucose et de peptone sont absorbées en quantité notable par la muqueuse gastrique. Les graisses y sont liquéfiées en partie par la température du corps, mais elles ne sont ni absorbées, ni même préparées à l'absorption. La digestion gastrique ou la peptonisation des substances albuminoïdes dure plus ou moins d'après la forme des aliments, et se prolonge de quelques minutes jusqu'à cinq heures ; d'après cette durée on mesure la digestibilité stomacale des aliments ; pour chaque variété d'albumine, elle dépend naturellement des substances qui sont ajoutées à la substance fondamentale. Généralement les substances albuminoïdes qui n'ont pas subi l'influence de la chaleur sont digérées plus rapidement. Le lait est d'abord coagulé dans l'estomac par la présure ou lab ; lors de cette coagulation les sels et le sucre du lait restent dissous dans l'eau. Dans les conditions anormales ce sucre de lait, comme aussi les autres espèces de sucre, peuvent donner naissance à de l'acide lactique, à des acides gras et à de l'acide carbonique. La caséine du lait coagulé est peptonisée et les granulations graisseuses du beurre sont mises ainsi en liberté. Les substances gélatineuses de la viande sont dissoutes sous forme de peptone gélatineuse; de la sorte les gouttelettes graisseuses des cellules graisseuses et les fibres musculaires s'isolent. Les fibres musculaires se désagrégent en fibrilles et en disques ; les substances albuminoïdes des tissus animaux deviennent plus accessibles au suc gastrique et la peptonisation s'opère plus rapidement. L'albumine végétale est entourée d'une membrane de cellulose qui résiste à l'action dissolvante du liquide gastrique ; aussi l'albumine des tissus végétaux est-elle plus difficilement digérée; l'ébullition dans l'eau fait gonfler et crever les cellules végétales et seconde ainsi la digestion. Chez l'homme et chez un grand nombre d'animaux

la digestion gastrique est intermittente; au contraire elle est continue chez les herbivores.

Différents amas de cellules ganglionnaires automatiques — analogues à ceux du cœur — se trouvent dispersés dans la paroi stomacale; ils reçoivent les fibres nerveuses centripètes de la muqueuse et sont reliés à des centres de l'axe cérébro-spinal par l'intermédiaire de fibres pneumogastriques et sympathiques. Il se peut que les centres périphériques établissent les mouvements coordonnés du cardia, de la paroi stomacale et du pylore, qu'ils régularisent la circulation et la sécrétion. Lors du vomissement, le pylore reste fermé et le cardia s'ouvre, tandis que des contractions violentes des muscles abdominaux et diaphragmatique mettent le contenu stomacal sous une haute pression et le projettent par la voie qui reste seule ouverte; la musculature stomacale n'y intervient pas d'une manière réellement active.

Le chyme qui entre dans le duodénum provoque, d'une manière réflexe, l'activité des appareils sécréteurs de l'intestin grêle; de la sorte le suc intestinal alcalin se mêle aux parties du chyme qui vient en contact avec la muqueuse; dans la partie descendante du duodénum — chez l'homme, en un seul et même endroit — se déversent sur le chyme la bile et le suc pancréatique, tous les deux alcalins. Le courant du chyme acide devient ainsi, peu à peu, alcalin de la périphérie vers l'axe, et la continuation de la digestion par le suc gastrique devient impossible; elle est remplacée par la digestion intestinale qui se fait dans un milieu alcalin. La ptyaline pancréatique, qui est analogue au ferment de la salive buccale, transforme en sucre, non seulement l'amidon et la glycose, mais aussi partiellement la cellulose et la gomme. La pancréatine ou trypsine possède un pouvoir peptonisant plus développé que la pepsine : dans un milieu alcalin, et sans gonfler d'abord les matières albuminoïdes, elle leur fait parcourir rapidement les stades intermédiaires pour les transformer en peptone; si les peptones ainsi formées ne sont pas écartées et si l'action de la trypsine peut continuer à s'exercer sur elles, comme c'est le cas dans les expériences de digestion artificielle, les molécules de la peptone sont décomposées en leucine, en tyrosine et même en produits de la fermentation putride, tels que scatol, indol, etc. Le suc pancréatique possède enfin la propriété de décomposer, à l'aide d'un ferment non encore isolé, les graisses en glycérine et en acide gras. Les expériences directes ont démontré que les graisses qui renferment de l'acide gras libre s'émulsionnent dans une solution diluée de carbonate de sodium. Des sels sodiques alcalins existent dans le suc intestinal, dans la bile et dans le suc pancréatique; les graisses, soient qu'elles

renferment des acides gras au moment de leur ingestion, soit qu'elles deviennent acides sous l'influence du suc pancréatique, sont effectivement émulsionnées dans l'intestin ; elles sont donc décomposées en particules microscopiques qui nagent dans la solution de savon qui s'est formée à la suite de la combinaison de l'acide gras avec la soude. Le suc pancréatique auquel on a mêlé la bile possède à un plus haut degré le pouvoir de décomposer les graisses que s'il agissait seul. Les animaux chez lesquels on a supprimé complètement l'écoulement de la bile dans l'intestin peuvent encore, il est vrai, dans des conditions appropriées d'alimentation, digérer des quantités notables de graisse ; toutefois il est juste d'admettre que la bile contribue notablement, dans les circonstances normales, à la digestion des corps gras. Si tant est que la bile exerce une influence sur la digestion des hydrates de carbone et des corps albuminoïdes, c'est, en tout cas, très minime. Mais la bile stimule la péristaltique intestinale et diminue la décomposition putride du contenu.

En dehors de son influence sur l'émulsion et la saponification des graisses, la sécrétion entérique n'exerce qu'une action directe faible sur les processus de digestion accomplis dans l'intestin ; pour ce qui regarde en particulier la formation de la peptone et de la glucose, il n'intervient que par sa réaction alcaline et son contenu en eau.

Si l'on ouvre la cavité abdominale sous une solution physiologique de chlorure de sodium à la température du corps, on constate que les intestins sont immobiles (apéristaltiques) dans le cas où ils sont vides ; pendant la digestion, au contraire, surviennent les mouvements péristaltiques déjà signalés. Des contractions circulaires se propagent lentement et par intervalles le long de l'intestin grêle à partir de l'estomac vers le gros intestin. Ouvre-t-on la cavité abdominale à l'air libre ; les excitations extérieures provenant du froid et de l'évaporation, secondées par la stase sanguine qui accompagne cette opération, provoquent des contractions péristaltiques le long de tout l'intestin grêle, et l'on a devant les yeux les mouvements intestinaux appelés vermiculaires.

La péristaltique de l'intestin grêle fait avancer peu à peu le chyme dans la longueur de l'intestin grêle, et facilite ainsi l'achèvement des processus de digestion décrits ci-dessus, en même temps que l'absorption des diverses substances digérées. Les solutions de sels, de sucre, de peptones et de savon sont absorbées en grande partie par la large surface de la muqueuse intestinale. Les sucs qui sont déversés dans le canal intestinal sont repris également, en partie comme tels, en partie après destruction de quelques-uns de leurs principes ; une autre

partie des sucs, telles que la mucine, la matière colorante biliaire réduite en hydrobilirubine, la cholestérine, les fragments de cellules muqueuses, passent dans le gros intestin avec les parties alimentaires qui ne peuvent être ou qui ne sont pas encore digérées.

Les parties de la pâte molle qui ne sont pas encore absorbées ou qui ne peuvent l'être arrivent, à travers la valvule de Bauhin, dans le gros intestin en moyenne au bout de trois heures. Le produit de sécrétion du gros intestin exerce, dans les circonstances normales, à peine une action digestive sur son contenu, mais sa muqueuse continue lentement l'absorption des substances alimentaires dissoutes. Le contenu épaissi est poussé en avant par des mouvements péristaltiques lents et rares d'origine réflexe, et il arrive ainsi, sous forme de masse fécale, à l'S iliaque et dans la partie supérieure du rectum, en moyenne après douze heures. Quand la masse fécale s'est accumulée jusqu'à un certain volume, elle provoque de fortes contractions péristaltiques dans la partie inférieure du rectum et elle est ainsi poussée par ces contractions contre les sphincters fermés toniquement. L'excitation déterminée de la sorte franchit le seuil de l'excitation, et la sensation du besoin d'aller à selle devient consciente. Les sphincters peuvent alors être tenus fermés toniquement par l'intervention volontaire, ou bien on peut faire cesser, par une influence inhibitrice sur le centre ano-spinal, les contractions réflexes des sphincters interne et externe, tandis qu'on met en activité la presse abdominale; la contraction de l'élévateur de l'anus donne au plancher le soutien nécessaire pour que les masses fécales n'abaissent point devant elles ce plancher, mais dilatent l'ouverture anale. Le sphincter externe se contracte d'une manière réflexe derrière les matières expulsées. La masse fécale atteint une moyenne journalière d'environ deux cents grammes; si l'alimentation se compose surtout de substances digestibles elle atteint un minimum et inversement; elle se compose, en première ligne, des restes non digestibles des ingesta, tels que tissus corné, et élastique, grande partie de cellulose, fibres ligneuses, sels insolubles; elle comprend, en second lieu, des fragments de substances alimentaires qui sont digestibles, mais qui n'ont pas été suffisamment divisées, par exemple, des fragments de muscles, de tendons, de cartilages, de graisses, et enfin, en troisième lieu, des substances qui se sont mêlées aux ingesta dans le tractus intestinal, soit les parties non résorbées du suc intestinal, des cellules desquamées de la muqueuse et un grand nombre de ces micro-organismes qui pullulent partout dans l'appareil digestif. Les nombreux micro-organismes des cavités buccale, stomacale et intestinale vivent sans troubler ou favoriser

les processus de la digestion, et chacun d'eux présente un développement correspondant au milieu de culture qui est mis à sa disposition : leurs processus de fermentation engendrent des gaz, tels que CO_2, CH_4, H_2S, des acides gras et des produits de putréfaction (indol, scatol). La réaction des matières fécales, qui est fréquemment acide, ainsi que leur odeur, est déterminée par ces produits de la putréfaction. La couleur des fèces dépend, en partie des aliments absorbés, en partie des matières colorantes de la bile.

Les différentes substances alimentaires arrivent par absorption dans le courant sanguin, soit comme telles, par exemple, l'eau, les sels, le sucre, soit après avoir subi une transformation par la digestion, tels l'amidon, la graisse, les substances albuminoïdes, et cela en compagnie de certaines parties des sécrétions qui se sont déversées dans l'intestin ; elles arrivent dans le courant sanguin, ou bien directement, dans le cas où elles sont reprises par les capillaires sanguins de la muqueuse intestinale, ou bien indirectement par l'intermédiaire des vaisseaux chylifères. Les processus physiques de la diffusion, de l'endosmose et de la filtration, qui sont, encore favorisés ici par le mouvement circulatoire du sang et de la lymphe, jouent un rôle important, mais non exclusif dans l'absorption ; car il y a intervention de processus chimiques exercés par les cellules muqueuses de l'intestin et sur lesquels nous n'avons jusqu'ici que des notions peu précises. Les solutions aqueuses salines et sucrées passent directement, sans subir de modifications, dans les capillaires sanguins ; les forces osmotiques suffisent en très grande partie à expliquer le processus. Les peptones sont également reprises par les capillaires sanguins, mais dès qu'elles pénètrent dans le sang, elles sont transformées en albumine séreuse : on ne sait pas encore exactement où et comment cette transformation s'effectue dans l'épaisseur de la couche muqueuse. Les graisses digérées passent, par l'absorption, exclusivement dans les vaisseaux chylifères : il n'est pas encore prouvé qu'elles cheminent à travers le tissu épithélial et parenchymateux vers les espaces lymphatiques sous la forme des petites gouttelettes d'émulsion, ou bien sous forme de savon et de glycérine dissous ; en tout cas, on ne retrouve dans les vaisseaux chylifères que de la graisse émulsionnée, surtout sous forme de graisse à réaction neutre. Les organes spécialement développés en vue de l'absorption sont les villosités de l'intestion grêle ; leur stroma se compose d'un tissu adénoïde, et dans leur centre s'étend le vaisseau chylifère central ; entre celui-ci et la surface se trouvent, d'abord, une fine couche de fibres musculaires lisses, puis un réseau très riche de capillaires sanguins. La contraction des fibres musculaires raccourcit notablement et plisse les villosités, tandis que le vaisseau chylifère central et les capillaires sanguins se vident.

Quand les fibres musculaires se relâchent, le sang afflue dans la villosité et la met dans une sorte d'érection. Les valvules qui existent dans les vaisseaux chylifères empêchent le chyle de refluer dans le vaisseau chylifère central, et pour que celui-ci se remplisse, il faut que du liquide soit absorbé dans l'intestin. Les villosités sont revêtues d'une simple couche de cellules cylindriques assez hautes, entre lesquelles le tissu adénoïde pénètre à certains endroits jusqu'à la lumière du canal. Les cellules épithéliales possèdent un bord de protoplasme différencié en forme de bâtonnets. Pendant la période de digestion des graisses on constate que la partie des cellules épithéliales qui avoisine la lumière du canal ne devient pas trouble, tandis qu'on rencontre, dans la région plus voisine de la base, la graisse sous forme de poussière et dans un état de division bien plus fin que dans le chyme; la graisse se présente de nouveau en gouttelettes plus volumineuses dans le tissu adénoïde et dans le vaisseau chylifère central.

Les substances alimentaires arrivées dans le plasma sanguin n'appartiennent pas encore à l'organisme comme substances organisées; pour qu'elles le deviennent il faut qu'elles soient reprises par les éléments tissulaires et assimilées par eux. On ne peut encore indiquer d'une manière certaine comment cette absorption interne des substances alimentaires, spécialement de l'albumine, est faite par les éléments tissulaires ; il est probable que, dans chaque cellule de l'organisme, évoluent des processus analogues à ceux que nous pouvons constater chez les animaux monocellulaires, et que nous appelons digestion et absorption. Les substances alimentaires qui ont pénétré dans le corps de la cellule y sont emmagasinées comme telles, ou bien elles sont assimilées, c'est-à-dire elles deviennent une partie intégrante de la substance organisée et servent ainsi à compenser la destruction de cette dernière ou à augmenter sa quantité. Ce dernier phénomène se présente surtout dans les cellules en état de division active, le premier dans toutes les cellules parce que leur activité ininterrompue s'accompagne toujours d'une consomption d'elle-même. L'eau, les sels, les hydrates de carbone, les graisses et les substances albuminoïdes contribuent, de la sorte, à l'édification des molécules organiques très compliquées du protoplasme cellulaire qui, en se différenciant, forme les divers tissus. Quand les substances alimentaires sont absorbées en excès, elles sont emmagasinées, ou bien éliminées aussitôt de nouveau ; ainsi l'eau et les sels pris en excès abandonnent rapidement l'organisme. Dans le foie, le sucre est transformé en glycogène et emmagasiné comme tel ; la graisse se dépose dans des cellules conjonctives ; dans les tissus et les liquides du corps, particulièrement dans les tissus lymphoïdes, s'accumule l'albumine; l'excédant se décompose peut-

être en hydrate de carbone et en un produit azoté ; cette décomposition s'effectuerait surtout dans le foie et y formerait du glycogène et de l'urée. Chaque substance nutritive qui a été absorbée par l'organisme se trouve donc, ou dans le sang, ou dans la lymphe, ou à l'intérieur des cellules tissulaires.

CHAPITRE XII.

BILAN DE LA NUTRITION, DE LA CHALEUR ET DU TRAVAIL.

Les réactions chimiques ou les transformations de matière, dont l'ensemble constitue la base des fonctions, sont plus ou moins différentes dans chaque cellule d'après ses activités spéciales ; mais dans toutes les cellules se fait une décomposition moléculaire ou une désassimilation, d'où résulte la formation d'acide carbonique, de produits azotés inférieurs et de composés inorganiques ; en même temps l'énergie chimique potentielle dégage de l'énergie actuelle pour exécuter du travail et produire de la chaleur, ou bien d'autres formes d'énergie, telle par exemple l'électricité, se manifestent encore. Le travail et la chaleur remplissent une fonction spéciale et obéissent à leur lois particulières. L'acide carbonique, et les autres produits de décomposition que rejette la cellule, sont repris par les courants lymphatique et sanguin, puis éliminés définitivement de l'organisme, soit comme tels, soit après avoir subi des modifications ultérieures. A partir du moment de son entrée dans le sang par la surface d'absorption, et de là, sur son chemin, dans les éléments tissulaires d'où il retourne directement ou indirectement dans le sang après un délai variable, pour abandonner de nouveau l'organisme par la surface de sécrétion, chaque élément nutritif décrit donc un 8 schématique dont le point d'entrecroisement se trouve dans le sang.

Chaque cellule possède une certaine indépendance vis-à-vis de ses voisines ; elle assimile et elle désassimile par elle-même ; pour entretenir sa vie et exercer son activité elle a besoin de toutes les substances nutritives indiquées ci-dessus, mais elle les emploie et les consomme dans une proportion différente, encore peu déterminée jusqu'ici, et qui dépend de son activité propre : nous savons, par exemple, que les fibres musculaires en se contractant consomment une quantité très notable d'oxygène et d'hydrate de carbone. Les cellules qui font partie d'un même organe présentent généralement des oscillations synchroniques d'activité et de repos, et elles exercent souvent de cette manière

une influence marquée sur l'organisme total. Malgré cela il est encore actuellement presque impossible de se faire un jugement sur l'activité de chacun des organes au point de vue de leur manifestation fonctionnelle et des produits de leurs échanges nutritifs ; on doit se contenter d'examiner l'échange nutritif de l'organisme total. Dans cette étude il faut considérer, d'un côté, ce qui entre ou les *ingesta*, d'autre part, ce qui sort ou les *egesta*. Comme *ingesta* nous connaissons déjà l'oxygène fourni par l'inspiration, et les substances nutritives organiques et inorganiques apportées par l'alimentation. Les *egesta* sont l'eau, les sels, les substances organiques presque toutes azotées. L'eau s'élimine normalement après un court espace de temps, à peu près en même quantité qu'elle a été absorbée ; cette élimination s'effectue par la peau (perspiration, transpiration), par les poumons, avec les fèces, mais surtout avec l'urine. Les sels qui quittent l'organisme sont mêlés en petite quantité à la sueur et aux matières fécales, pour la plus grande partie il sont dissous dans l'urine. Les hydrates de carbone et les graisses sont brûlés et transformés en acide carbonique et en eau ; l'urine ne renferme du sucre en quantité sensible que dans les états pathologiques. Les substances azotées de l'urine, parmi lesquelles l'urée occupe de loin la première place, représentent jusqu'à 0,9 les produits de décomposition des substances azotées de l'organisme ; d'autres substances azotées, tels que les principes de la bile et les produits de putréfaction, sont éliminés également avec les fèces.

Les deux tableaux ci-dessous permettent d'embrasser d'un coup d'œil les quantités moyennes des *ingesta* et des *egesta* présentées par l'organisme humain pour une période de 24 heures. Le premier tableau indique en grammes les quantités des différents aliments ingérés et de l'oxygène absorbé ; le second tableau indique les pertes que subit l'organisme par les poumons, la peau, les urines et les fèces.

I. Ingesta.

	TOTAL	CARBONE	HYDROGÈNE	AZOTE	OXYGÈNE
Oxygène inhalé . .	744,11	—	—	—	744,11
Substances azotées .	120	64,18	8,60	18,88	28,34
Graisses	90	70,20	10,26	—	9,54
Hydrates de carbone.	330	146,82	20,33	—	162,85
Eau.	2818	—	—	—	—
Sels.	32	—	—	—	—
	4134,11	281,10	39,19	18,88	944,84

II. Egesta.

	TOTAL	EAU	CARBONE	HYDROGÈNE	AZOTE	OXYGÈNE	SELS
Respiration . .	1229,9	330	248,8	—	—	651,15	—
Peau	669,8	660	2,6	—	—	7,2	—
Urine	1766,0	1700	9,8	3,3	15,8	11,1	26
Fèces	172,0	128	20,0	3,0	3,0	12,0	6
Eau formée dans l'organisme. .	296,3	—	—	32,89	—	263,41	—
	4134,0	2818	281,2	39,19	18,8	944,86	32

L'inanition absolue, pendant laquelle l'organisme ne dispose que de l'oxygène, détermine une autophagie fonctionnelle. Les cellules en activité puisent, aussi longtemps et autant qu'elles le peuvent, les aliments qui leur manquent dans la lymphe, dans le sang, dans les réserves emmagasinées ailleurs et dans les cellules qui fonctionnent peu ou pas. L'élimination d'acide carbonique, d'urée, d'eau et de sels diminue de plus en plus, et la vie s'éteint quand le poids total a diminué d'environ un tiers ; les 9/10 de la graisse ont été consommés alors, tandis que le système nerveux central n'a perdu que 2 % de son poids.

Si les aliments sont fournis, en proportion exacte, mais en quantités insuffisantes, les éliminations, le poids du corps, le pouvoir de résistance et d'activité diminuent jusqu'à ce que s'établisse un nouvel état d'équilibre ; naturellement, cela ne peut être le cas que si le degré d'alimentation est compatible avec les besoins vitaux. Si des quantités trop grandes d'aliments sont ingérées et digérées, l'élimination s'accroît toujours, tandis que le poids du corps peut, ou rester le même, ou augmenter à la suite d'un développement des éléments tissulaires, et spécialement d'un dépôt de graisse.

Par contre, si une des substances nutritives nécessaires à la vie vient à manquer, la nutrition et l'assimilation s'arrêtent, comme si toutes manquaient. Sans eau ou sans sels, la nutrition peut tout aussi peu s'accomplir que sans hydrates de carbone et sans matières albuminoïdes. Un fait important, établi par l'expérimentation, consiste en ce que les carnivores, tels que le chien, peuvent continuer à vivre d'une manière normale avec une alimentation ne comprenant que de l'eau, des sels, des substances albuminoïdes, à l'exclusion des hydrates de carbone et des graisses. Pour que les albumines puissent remplacer les hydrates de carbone, et spécialement les graisses, il faut qu'elles soient données environ en quantité triple. Si des quantités plus grandes sont ingérées et digérées, il se peut même que le poids du corps de l'animal augmente

à la suite d'un dépôt de graisse, qui ne peut, dans ce cas, être fournie que par une décomposition des albumines. Les animaux soumis à cette expérience éliminent une quantité très considérable d'urée, qui diminue rapidement dès qu'on ajoute aux aliments des hydrates de carbone ou de la graisse. Les hydrates de carbone et les graisses constituent donc des agents d'épargne pour les albumines, c'est-à-dire qu'ils peuvent remplacer l'albumine dans l'alimentation jusqu'à un certain degré et préviennent, par leur administration, la décomposition de l'albumine organisée.

A part quelques rares réactions chimiques endothermiques, s'effectuant sous des conditions toutes spéciales, les transformations moléculaires se font toujours avec mise en liberté de quantités considérables d'énergie actuelle sous forme de chaleur ; c'est ce qui a lieu à un très haut degré dans l'organisme ; car la plupart des substances organiques, comparées aux substances inorganiques, possèdent une réserve considérable d'énergie potentielle chimique. Les réactions chimiques qui se produisent lors des manifestations vitales sont accompagnées d'une production notable de chaleur ; celle-ci confère aux animaux à sang froid (animaux à température variable ou poikilothermes) une température qui d'ordinaire dépasse légèrement la température ambiante ; elle permet aux animaux à sang chaud (animaux à température constante ou homéothermes) de présenter une température élevée et constante, mais légèrement différente pour chaque espèce zoologique : pour l'oiseau, elle est de 40° à 43°, pour les mammifères, de 36° à 40° ; mesurée dans le creux axillaire chez l'homme, elle est de 36°,5 à 37°,3. Les réactions chimiques importantes pour l'organisme en ce qui concerne la production de chaleur, sont les déshydratations, les combinaisons des acides avec les bases, les décompositions de quelques composés endothermiques, mais, à un degré de loin supérieur, ce sont les combustions ou les oxydations des matériaux organiques opérées d'une manière incessante : les combinaisons complexes du carbone, de l'hydrogène et de l'azote sont amenées par la combustion à l'état de CO_2, H_2O et COH_4N_2. La thermochimie pourrait nous indiquer exactement la quantité de chaleur produite dans les cellules, dans les organes et dans l'organisme total, si nous connaissions exactement le bilan des échanges nutritifs de chacune de ces parties. En effet, la quantité de chaleur qui se produit, en un temps donné, dans l'organisme total est égal à la quantité de chaleur qui est produite pendant ce temps par les transformations chimiques, moins la quantité de chaleur qui est employée pour exécuter du travail extérieur. Si la composition matérielle de l'organisme reste quantitativement et qualitativement la même,

les sommes de chaleur, pour autant qu'elles ne sont pas employées partiellement à exécuter du travail, sont égales aux chaleurs de combustion des substances absorbées, moins les chaleurs de combustion des produits d'élimination. Afin d'obtenir par cette voie des données expérimentales approximativement exactes, on doit déterminer, le poids du corps restant le même, les chaleurs de combustion des aliments absorbés, celles des fèces et des urines. Considérons les substances alimentaires les plus importantes.

1 gramme d'albumine lors de sa combustion développe environ 5 calories, 1 gr. d'hydrate de carbone environ 4 calories, et 1 gr. de graisse environ 9 calories. Pour une alimentation de 120 grammes d'albumine, 90 gr. de graisse et 330 gr. d'hydrates de carbone, l'organisme reçoit donc une quantité de chaleur, que la combustion pourrait mettre en liberté, équivalente à $120 \times 5 + 90 \times 9 + 330 \times 4 = 600 + 810 + 1320 = 2730$ calories. La chaleur de combustion de 1 gramme d'urée égale 2,5 calories ; 120 gr. d'albumine renfermant environ la quantité d'azote qui correspond à 40 gr. d'urée, il en résulte que l'absorption et la combustion des substances alimentaires précitées dégage environ dans l'organisme $2730 - 40 \times 2,5$ calories ou 2630 calories.

Afin de déterminer la quantité de chaleur perdue par un animal on a construit divers calorimètres, qui tous reposent sur cette condition fondamentale, d'entourer l'animal en observation d'un milieu clos renfermant de l'air ou des liquides et de déterminer la dilatation variable que subit ce milieu sous l'influence de la chaleur dégagée par l'animal. Si on remplace l'animal par une source de chaleur exactement connue, on peut graduer empiriquement le calorimètre, soit la dilatation de l'air ou du liquide renfermé dans le milieu clos, et obtenir ainsi, en tenant compte de tous les facteurs qui interviennent, une valeur approximative en calories indiquant la quantité de chaleur perdue par l'animal en observation. Les principaux facteurs dont il faut tenir compte lors de cette mensuration en ce qui concerne l'animal, sont les échanges nutritifs, la capacité calorifique et la température de l'organisme au début et à la fin de l'expérience. Jusqu'ici on n'a pas encore institué sur l'homme des expériences calorimétriques d'où l'on puisse déduire directement la quantité de chaleur qu'il dégage ; mais pour ce qui concerne les animaux, nous possédons quelques expériences où l'on a mesuré en même temps, d'un côté la quantité de chaleur dégagée, d'un autre côté la quantité d'oxygène absorbée et d'acide carbonique éliminée ; les autres données nécessaires pour établir un bilan des échanges nutritifs ont encore dû être négligées. Les données ainsi obtenues

ont été appliquées à l'homme en faisant appel à plusieurs suppositions, et elles ont permis d'évaluer à 2600 calories la quantité de chaleur perdue en 24 heures, chiffre qui concorde suffisamment avec celui de 2630 obtenu par le calcul pour les chaleurs de combustion des aliments.

L'organisme en repos n'exécute qu'une quantité excessivement minime de travail extérieur ; celui-ci consiste dans les ébranlements que les ondes circulatoires et les mouvements du thorax communiquent aux milieux ambiants ; il comprend, en outre, la très petite quantité de travail que comportent les excrétions. La contraction des muscles qui président à la circulation et à la respiration provoquent des tensions et mettent en mouvement des masses matérielles ; mais, comme celles-ci retournent à leur point de départ, il ne se produit pas de travail définitif, et la force vive se retransforme en chaleur au sein de l'organisme. Le travail du cœur, qu'on a évalué à 20000 kilogrammètres et celui des muscles respiratoires, qu'on a évalué à 13000 kilogrammètres, donnent donc, par leur transformation en énergie calorique, $\frac{20000 + 13000}{425} = 78$ calories environ.

La quantité de chaleur éliminée chaque jour peut être évaluée à 2630 calories, soit 110 calories par heure ; d'un autre côté, la quantité d'acide carbonique éliminée peut être considérée comme mesure de toutes les combustions organiques. Lors d'un effort musculaire, la quantité d'acide carbonique éliminée peut devenir cinq fois plus grande, et la production de chaleur a été trouvée également quintuplée, c'est-à-dire égale à $5 \times 110 = 550$ calories par heure. Le travail fourni pendant une heure par un effort musculaire peut se mesurer de diverses manières, par exemple, à l'aide de l'ergostat, ou bien par l'ascension avec ou sans charge; on a trouvé ainsi qu'il équivaut à 40000 kilogrammètres. D'après les lois de l'équivalence de travail, qui s'appliquent incontestablement aux phénomènes se passant dans les profondeurs de l'organisme, ce travail correspond à $\frac{40000}{425} = 94$ calories. La perte de chaleur est donc diminuée de 94 calories pendant cet intervalle ; elle sera donc égale $550 - 94 = 456$ calories. Par conséquent, l'organisme humain est à même de transformer en travail $\frac{94}{550} = \frac{1}{6}$ de la chaleur de combustion. Si l'on considère la production de travail mécanique comme but, on peut donc considérer l'organisme humain comme dépassant de loin la plus parfaite machine à vapeur; car celle-ci transforme en effets mécaniques au maximum $^1/_{12}$ de la quantité de chaleur qui prend naissance sur la grille.

On s'est adressé également aux muscles isolés pour déterminer la quantité de travail et la quantité de chaleur produites; on a trouvé qu'ils peuvent utiliser en

travail, en moyenne $^1/_5$ (et même jusqu'à $^1/_3$) de l'énergie cinétique produite par les réactions chimiques.

Pendant le repos du corps, ce sont les muscles respiratoires, le myocarde, les muscles lisses en activité et tous les autres muscles présentant un tonus qui produisent la plus grande proportion de chaleur; lorsque le système musculaire entre dans une activité plus grande, la quantité de chaleur qui naît dans l'organisme augmente en proportion correspondante. On est autorisé ainsi à considérer le tissu musculaire, qui est aussi le tissu le plus richement représenté dans l'organisme, comme le siége principal des combustions ou de la chaleur produite. Toutes les cellules de l'organisme, tant celles qu'on dit être en repos que celles en activité, absorbent de l'oxygène et éliminent de l'acide carbonique ; à côté des dissociations moléculaires, elles sont donc aussi le siège de combustions, en un mot, elles produisent de la chaleur. Le sang qui sort des glandes en activité sécrétoire, telles que les glandes salivaires et le foie, possède une température plus élevée que celle du sang qui y pénètre. La chaleur qui se produit d'une manière incessante dans l'organisme peut donc, dans des proportions variables, prendre naissance dans tous les organes, d'après les états différents où l'organisme se trouve, sommeil, repos, digestion, mouvement, etc.. C'est tantôt l'un, tantôt l'autre organe qui produit, d'après le degré de son activité, une plus grande somme de chaleur. La quantité de chaleur diminue pendant le sommeil, même de moitié. L'organisme possède ainsi, dans sa profondeur, de nombreux foyers présentant des oscillations périodiques d'où la chaleur se communique, d'après le degré de température, en quantité variable aux éléments tissulaires voisins, mauvais conducteurs du calorique; c'est avant tout le sang traversant ces foyers, représentés par les organes, qui se charge de la chaleur et qui la conduit, comme l'eau d'un système de calorifère à eau chaude, partout dans l'organisme, de manière à établir une température interne relativement uniforme.

La peau constitue une couche protectrice qui conduit mal la chaleur et dont la température diminue de l'intérieur vers l'extérieur. La température moyenne du sang est de 39° C. et ne présente que des modifications minimes dans les différents organes; par contre, les diverses régions cutanées possèdent des températures très différentes qui sont surtout en rapport avec la circulation sanguine du tissu sous cutané correspondant et avec la nature du milieu ambiant. Tandis que la température rectale est de 38° C., celle mesurée sous la langue seulement de 37°,2 C., celle du creux axillaire de 36°,5 à 37°,3 C.,

la température d'autres régions cutanées est encore beaucoup plus basse; le thermomètre indique en moyenne 30° C. pour la région des joues; la pointe du nez et le lobule de l'oreille ne donnent plus que 22° à 24°. La température présente une variation diurne d'environ 1° : pendant le jour, elle augmente progressivement jusque 5 à 8 heures du soir; pendant la nuit, elle descend peu à peu jusque 2 à 6 heures du matin.

La température interne du corps devient uniforme par suite de l'équilibre qui s'établit entre la quantité de chaleur produite et la quantité de chaleur éliminée; des 2630 calories produites dans l'organisme, environ 70, soit 2,7 % sont employées pour communiquer aux boissons et aux aliments la température du corps; les boissons représentent en moyenne 1500 grammes d'eau, et les aliments solides, d'une capacité calorique approximative égale à celle de l'eau, peuvent être évalués aussi à 1500 grammes. Au moment d'être pris, ils auraient en moyenne une température de 12° C.. Si l'on inspire journellement 16100 grammes d'air ayant une température moyenne de 20° C, et si l'on expire cette même quantité d'air porté à la température de 37° C., l'échauffement de cet air respiré représente encore 70 calories; car, la capacité calorique de cette quantité d'air correspond à celle de 4377 grammes d'eau. Par contre, si l'air inspiré n'a qu'une température de 0°, cet échauffement exige 140 calories; par conséquent, la perte de chaleur par l'air expiré varie aussi de 2,7 à 5,4 %. L'air expiré est complètement saturé de vapeurs d'eau pour la température de 37°, on admet que cette saturation exige au maximum la transformation en vapeur dans les poumons de 656 grammes d'eau en 24 heures : cette évaporation absorbe donc 397 calories ou environ 15 % de la réserve de calorique.

Il reste ainsi pour la perte de calorique par la peau 100 — (2,7 + 2,7 à 5,4 + 15,0), par conséquent au minimum 76,9 %, ce qui représente au moins 2022 calories.

La perte de chaleur par la peau s'effectue par évaporation d'eau, par rayonnement et par conduction. L'évaporation aqueuse représente environ 660 grammes et consomme donc 364 calories. Le rayonnement et la conduction, qui ne peuvent être mesurés séparément d'une manière directe, représentent la différence, c'est-à-dire 2022 — 364 = 1658 calories. Le rayonnement calorique de la peau est surtout proportionnel à la différence qui existe entre la température cutanée et celle du milieu ambiant. La température de la peau elle-même dépend à un haut degré de la circulation sanguine qui est régie à son tour par l'activité du cœur et des nerfs vaso-moteurs. L'évaporation

aqueuse est influencée par l'état hygrométrique du milieu ambiant; mais l'organisme peut, à l'aide de la sécrétion sudorale, modifier le degré d'humidité de la surface cutanée. Si la production de chaleur dans l'organisme augmente, ou si la perte de chaleur rencontre des obstacles par suite d'un milieu ambiant à température trop élevée ou trop humide, un mécanisme nerveux spécial détermine la vaso-dilatation cutanée; il survient de la transpiration avec dyspnée thermique ; de cette manière la température du corps peut conserver son niveau normal. Des phénomènes inverses surviennent quand la production de chaleur diminue et quand la perte de chaleur augmente dans un milieu trop froid : la peau pâlit et devient sèche. Nous nous protégeons, en outre, contre le refroidissement d'une manière artificielle, par le chauffage de l'habitation, par l'habillement, par l'alimentation plus riche, par des mouvements volontaires. L'organisme peut-il augmenter ou diminuer directement sa production calorique, c'est-à-dire ses combustions, sans le secours de l'activité contractile des muscles? — Cette question est posée, mais non résolue. Il est probable que les excitations provoquées dans les nerfs thermiques par l'échauffement ou le refroidissement sont conduites à des centres régulateurs qui modifient, d'une manière réflexe, les facteurs de la circulation sanguine et les combustions déterminées par le tonus musculaire.

TABLE DES MATIÈRES.

A.

B.

C.

D.

E.

F.

G.

H.

I.

J.

L.

M.

N.

O.

P.

Q.

R.

S.

T.

U.

V.

X.

Z.



EXPLICATION DE LA PLANCHE.

(La forme générale du schéma est empruntée à Aeby).

I. Le **manteau cérébral** comprend :

Ecorce grise (strié noir) et la masse blanche des hémisphères cérébraux. Cette dernière renferme : fibres d'association, fibres commissurales et fibres de projection. Les *fibres d'association* (en noir) relient entre eux les divers points à fonction différente d'un même hémisphère. Les *fibres commissurales* (en orange) forment le corps calleux et relient entre eux les points symétriques des deux hémisphères. Les autres fibres (en rouge, bleu, vert) forment les *fibres de projection* et convergent vers la capsule interne (C. i.)

II. Le **mésocéphale** est formé par :

1. Les *ganglions de la base*, striés en noir : Couche optique, *thalamus opticus*, Th. — Noyau lenticulaire, *nucleus lentiformis*, N. l. — Noyau caudé, *nucleus caudatus*, N. c. ; Entre ces ganglions (partie non striée) est située la grande voie de transmission de la capsule interne, *capsula interna*, C. i., qui comprend, en bleu : les longues voies sensitives provenant des cordons de Goll de la moelle épinière ; en rouge : les longues voies des cordons pyramidaux ; en vert : les voies coordinatrices étendues entre le manteau cérébral et le mésocéphale.

2. Les *pédoncules cérébraux* avec la région de la calotte (tubercules quadrijumeaux, *corpora quadrigemina*, C. q.) et la région pédonculaire (*pedunculi cerebri*, P. C.). La calotte comprend : noyaux gris de la région des tubercules quadrijumeaux (strié) et l'entrecroisement de voies coordinatrices allant du cervelet au manteau cérébral (en vert). La région pédonculaire comprend : zone médiane, voies motrices allant de l'écorce cérébrale aux noyaux de la protubérance (en rouge) ; zone moyenne, voies motrices directes allant de l'écorce cérébrale (après interruption partielle dans le noyau lenticulaire) à la moelle épinière (en rouge) ; zone latérale, longue voie sensitive provenant des cordons de Goll de la moelle épinière et allant à l'écorce cérébrale.

3. Le *cervelet et la protubérance* (Pont, P.), reliés par les pédoncules cérébelleux moyens (*pedunculi cerebelli*, P. c.). Substance grise : écorce du cervelet, noyau dentelé (*nucleus dentatus*, n. d.) et noyaux de la protubérance (*nuclei pontis*, n. p.).

4. *Medulla oblongata*. Masses grises : *formatio reticularis* (F. r.), *olives* (o). Noyaux des cordons grêles (†) et des cordons cunéiformes (*) ; entrecroisement sensitif de Meynert (en bleu) et entrecroisement moteur (*decussatio pyramidum*, D. P., en rouge).

III. **Moelle épinière** :

a) Fibres pyramidales des cordons antérieurs, non entrecroisés, ou entrecroisés dans la commissure antérieure (blanche) de la moelle épinière.

b) Faisceaux fondamentaux des cordons antéro-latéraux et des colonnes grises antérieures (commissures segmentaires et intersegmentaires).

c) Fibres pyramidales des cordons latéraux, s'entrecroisant dans la décussation pyramidale.

d) Cordons de Goll.

e) Colonnes de Clarke avec voies commissurales intersegmentaires, ces dernières étant renfermées aussi en partie dans g.

f) Voies cérébelleuses latérales.

g) Faisceau fondamental du cordon postérieur, comprenant le cordon de Burdach jusqu'au noyau du cordon cunéiforme et des fibres commissurales collatérales pour b, en outre, les entrecroisements dans la commissure grise, qui ne sont pas reproduits par le dessin.

